4ª Edição

Ecologia

De Indivíduos a Ecossistemas

Michael Begon, Colin R. Townsend e John L. Harper

artmed®

Ecologia

De Indivíduos a Ecossistemas

Michael Begon, Colin R. Townsend e John L. Harper

Ecologia, de Begon, Townsend e Harper, há tempo vem sendo considerado o livro-texto definitivo sobre todos os aspectos da ecologia. Esta nova edição continua a fornecer uma abordagem completa do tema, desde os princípios ecológicos fundamentais até uma reflexão vívida sobre nossa compreensão da ecologia no século XXI.

*"Durante quase 20 anos, **Ecologia**, de Begon, Townsend e Harper, tem sido o padrão de livro-texto avançado na área. Recebo efusivamente esta 4ª edição, que mantém a posição do livro na vanguarda da disciplina."*

Professor Sir John Lawton
Chairman, Royal Commission on Environmental Pollution, and formerly Chief Executive of the UK Natural Environment Research Council

*"Com notável clareza e discernimento, estes talentosos autores lançam a base evolutiva da disciplina e, após, estabelecem a superestrutura de **Ecologia**, camada por camada. Esta é uma reelaboração completa da 1ª edição, uma síntese lúcida enriquecida com exemplos claros. Meus colegas e eu utilizamos este livro no ensino de ecologia por mais de 20 anos, e não é surpresa que ele seja reconhecido como líder na sua área; esta nova edição garantirá a sua permanência na posição de vanguarda por muitos anos."*

Peter Hudson
Pennsylvania State University

*"**Ecologia**, de Begon, Townsend e Harper, tem sido o livro-texto fundamental no ensino desse assunto por quase duas décadas. Sua amplitude e profundidade fornecem detalhes sobre conceitos ecológicos, suplementados por relevantes estudos de campo e de laboratório. **Ecologia** permanecerá por muitos anos como livro-texto essencial para estudantes e profissionais da área."*

Michael Bonsall
Oxford University

*"**Ecologia** se destaca entre os livros da área, por sua ampla cobertura da ecologia contemporânea e por sua apresentação clara dos tópicos, mesmo os mais complexos. A cobertura da ecologia de populações é soberba, e a apresentação de todos os tópicos é valorizada por ilustrações extremamente claras e uma rica utilização de exemplos das relações humanas com o ambiente. É leitura obrigatória para estudantes e professores de ecologia."*

Marcel Holyoak
University of California, Davis

www.artmed.com.br

Equipe de tradução

Adriano Sanches Melo
(Capítulos 16 e 19)
Doutor em Ecologia pela Universidade Estadual de Campinas.
Professor adjunto do Departamento de Ecologia do Instituto de Biociências
da Universidade Federal do Rio Grande do Sul (UFRGS).
Docente do Programa de Pós-Graduação em Ecologia da UFRGS.

Júlio César Bicca-Marques
(Capítulos 7, 15, 22)
PhD com ênfase em Antropologia Biológica
pela University of Illinois at Urbana-Champaign, EUA.
Docente da Faculdade de Biociências
da Pontifícia Universidade Católica do Rio Grande do Sul (PUCRS).

Paulo Luiz de Oliveira
(Iniciais, Capítulos 1-3, 5, 6, 8-14, 17, 18, 20, 21, Índices)
Doutor em Agronomia pela Universität Hohenheim, Alemanha.
Docente dos Programas de Pós-Graduação em Botânica e em Ecologia da UFRGS.

Sandra Maria Hartz
(Capítulos 4, 6)
Doutora em Ciências, com ênfase em Ecologia e em Recursos Naturais,
pela Universidade Federal de São Carlos, São Paulo.
Professora adjunta do Departamento de Ecologia do Instituto de Biociências da UFRGS.
Docente do Programa de Pós-Graduação em Ecologia da UFRGS.

B417e Begon, Michael
Ecologia : de indivíduos a ecossistemas / Michael Begon, Colin R. Townsend, John L. Harper ; tradução Adriano Sanches Melo ...[et al.]. – 4. ed. – Porto Alegre : Artmed, 2007.
752 p. : il.; 28 cm.

ISBN 978-85-363-0884-5

1. Ecologia. I. Townsend, Colin R. II. Harper, John L. III. Título.

CDU 574

Catalogação na publicação: Júlia Angst Coelho – CRB 10/1712

Michael Begon
School of Biological Sciences
The University of Liverpool, Liverpool, UK

Colin R. Townsend
Department of Zoology, University of Otago, Dunedin, New Zealand

John L. Harper
Chapel Road, Brampford Speke, Exeter, UK

Ecologia

De Indivíduos a Ecossistemas

4ª Edição

Consultoria, supervisão e revisão técnica desta edição:
PAULO LUIZ DE OLIVEIRA
Doutor em Agronomia pela Universität Hohenheim, Alemanha.
Docente dos Programas de Pós-Graduação em Botânica e em Ecologia da UFRGS.

Reimpressão 2008

2007

Obra originalmente publicada sob o título Ecology, Fourth Edition
ISBN 1405111178
Copyright (c) 2006 by Blackwell Publishing Ltd, Oxford.

This edition is published by arrangement with Blackwell Publishing Ltd., Oxford.
Translated by Artmed Editora S.A. from the original English language version.
Responsibility of the accuracy of the translation rests solely with the Artmed Editora S.A.
and is not the responsibility of Blackwell Publishing Ltd.

Capa:
Mário Röhnelt

Ilustração da capa:
O mural da capa, de uma rua de Wellington, Nova Zelândia, é uma obra de Christopher Meech e um grupo de artistas urbanos, com o objetivo de criar um trabalho artístico público que estimulasse uma reflexão sobre a degradação ambiental. As palavras, frequentemente atribuídas ao Cacique Seatle, resumem sua visão.

Preparação do original:
Magda Chaves

Leitura final:
Daniele Azambuja de Borba Cunha,
Juliana Cunha da Rocha

Supervisão editorial:
Letícia Bispo de Lima

Editoração eletrônica:
AGE – Assessoria Gráfica e Editorial Ltda.

ARTMED EDITORA S.A.
Av. Jerônimo de Ornelas, 670 - Santana
90040-340 Porto Alegre RS
Fone (51) 3027-7000 Fax (51) 3027-7070

SÃO PAULO
Av. Angélica, 1091 - Higienópolis
01227-100 São Paulo SP
Fone (11) 3665-1100 Fax (11) 3667-1333

SAC 0800 703-3444

IMPRESSO NO BRASIL
PRINTED IN BRAZIL

Prefácio

Uma ciência para todos – mas não uma ciência fácil

Este livro trata da distribuição e abundância de diferentes tipos de organismos, de características físicas, químicas e, especialmente, biológicas, bem como de interações que determinam essas distribuições e abundâncias.

Diferentemente de algumas outras ciências, o objeto de estudos da ecologia é evidente para todos: a maioria das pessoas observa e se interessa pela natureza e, de certa forma, todos somos um pouco ecólogos. Porém, a ecologia não é uma ciência fácil. Ela considera explicitamente três níveis de hierarquia biológica – os organismos, as populações de organismos e as comunidades de populações – e, como veremos, ignora, por sua conta e risco, os detalhes da biologia dos indivíduos ou as influências permeantes dos eventos históricos, evolutivos e geológicos. Ela se abastece de avanços em nosso conhecimento sobre a bioquímica, o comportamento, a climatologia, a tectônica de placas e assim por diante, mas reforça também a nossa compreensão de extensas áreas da biologia. Se "em biologia nada tem sentido, exceto à luz da evolução", como disse T.H. Dobzhansky, então, igualmente, na evolução e, portanto, na biologia como um todo, poucas coisas têm sentido, exceto à luz da ecologia.

A ecologia caracteriza-se por ser particularmente confrontada com singularidade: milhões de espécies diferentes, incontáveis bilhões de indivíduos geneticamente distintos, todos vivendo e interagindo em um mundo variado e sempre mutável. O desafio da ecologia é desenvolver o conhecimento sobre problemas muito básicos e evidentes para reconhecer este caráter único e a sua complexidade, mas, ao mesmo tempo, buscar padrões e predições dentro dessa complexidade, em vez de ser submetida a ela. Como salientou L.C. Birch, a receita de Whitehead para a ciência é mais apropriada quando aplicada à ecologia: busque a simplicidade, mas desconfie dela.

Dezenove anos: a ecologia aplicada atinge a maioridade

Esta 4ª edição chega nove anos após sua antecessora imediata e 19 anos após a 1ª edição. Muito mudou em ecologia no mundo ao nosso redor e até em nós autores (por mais estranho que pareça!). O prefácio da 1ª edição iniciava assim: "Conforme a pintura rupestre que ilustra a capa deste livro, a ecologia, se não for a profissão mais antiga, provavelmente seja a ciência mais antiga", e era seguido de uma justificativa segundo a qual os humanos primitivos tinham a necessidade de compreender a dinâmica do ambiente em que viviam. Dezenove anos depois, tentamos captar, em nosso desenho da capa, tanto o que mudou muito como o que pouco mudou. A pintura rupestre deu lugar ao seu equivalente moderno: o grafite urbano. Do mesmo modo que uma espécie, gráfica e publicamente, estamos sempre transmitindo nossos sentimentos ao olhar dos outros. Porém, pinturas simples e reais dão lugar a urgentes declarações de frustração e agressão. Os humanos não são mais meros participantes, mas sim perpetradores ou vítimas.

Naturalmente, foram necessários mais do que 19 anos para que ocorresse a mudança do pintor da caverna para o artista do grafite. Todavia, há 19 anos, parecia aceitável, aos ecólogos, manter um ponto de vista confortável e objetivo, para não dizer desinteressado, em que os animais e os vegetais ao nosso redor significavam simplesmente um material para o qual buscávamos uma compreensão científica. Hoje, devemos aceitar a proximidade dos problemas ambientais que nos ameaçam e a responsabilidade dos ecólogos de sair de uma posição secundária e assumir seu papel totalmente endereçado a esses problemas. A aplicação de princípios ecológicos não é apenas uma necessidade prática, mas também representa um desafio científico. Nesse sentido, incluímos três novos capítulos "aplicados" nesta edição, organizados em torno de três seções do livro: aplicações em nível de organismos individuais e de populações de uma única espécie, em nível de interações de espécies e em nível de comunidades e ecossistemas. Porém, permanecemos convictos de que a ação ambiental só pode ter consistência quando baseada em princípios ecológicos. Portanto, enquanto os demais capítulos são ainda amplamente dedicados aos próprios princípios, em vez de suas aplicações, acreditamos que o conjunto deste livro visa um melhor preparo para o encaminhamento de problemas ambientais do novo milênio.

Nicho ecológico da *Ecologia*

Seríamos realmente ecólogos medíocres se não acreditássemos que os princípios da ecologia se aplicam a todas as facetas do mundo ao nosso redor e a todos os aspectos do esforço humano. Assim, a 1ª edição de *Ecologia* foi a de um livro generalis-

ta, destinado a superar a oposição de todos os livros-texto concorrentes. Recentemente, fomos persuadidos a usar nosso grande livro como um trampolim para produzir um texto menor e mais básico, *Essentials of Ecology* (também publicado pela Editora Blackwell!)*, destinado especialmente ao primeiro ano do curso de graduação e àqueles que, neste nível, terão apenas uma disciplina de ecologia em seu currículo.

Isso, por sua vez, nos possibilitou engendrar uma certa quantidade de "diferenciações de nichos". Com o respaldo dos primeiros anos do *Essentials*, ficamos mais livres para fazer desta 4ª edição um guia da ecologia *atual* (ou, ao menos, quando ela foi escrita). Para esta finalidade, foram incorporados ao texto os resultados de cerca de 800 estudos recentes, a maioria dos quais publicada após a 3ª edição. Todavia, reduzimos o livro em cerca de 15%, cientes de que, nas edições anteriores, os textos se tornaram progressivamente longos e de que, mesmo parecendo clichê, menos é freqüentemente mais. Ao mesmo tempo em que incluíamos tantos trabalhos recentes, tentamos também deliberadamente evitar modismos, que provavelmente estarão ultrapassados quando muitos estiverem usando este livro. Infelizmente, é claro que podemos também ter excluído modismos promissores.

Esperamos que esta edição seja útil a todos aqueles cujo curso de graduação inclua ecologia e a todos que são, de alguma maneira, ecólogos praticantes. Certos aspectos dos conteúdos, particularmente os referentes à matemática, poderão ser difíceis para alguns, mas a obra foi concebida para garantir que, independentemente de onde se concentrem as energias dos nossos leitores – no campo ou no laboratório, na teoria ou na prática –, surja uma visão equilibrada e atualizada.

Os diferentes capítulos deste livro compreendem distintas proporções da história natural descritiva, fisiologia, comportamento, rigorosa experimentação de campo e de laboratório, minuciosos monitoramentos e recenseamentos de campo, além de modelagem matemática (uma forma simples, segundo a qual é essencial buscar, mas da qual, igualmente, é essencial duvidar). De certa forma, estas proporções variadas refletem o progresso alcançado em diferentes áreas. Elas refletem também diferenças intrínsecas em diferentes aspectos da ecologia. Seja qual for o progresso atingido, a ecologia permanecerá como um campo de encontro para o naturalista, o experimentador, o biólogo de campo e o modelador matemático. De algum modo, todos os ecólogos deveriam tentar reunir todas estas facetas.

Características técnicas e pedagógicas

Uma característica técnica conservada neste livro é a incorporação de notas em destaque que acompanham alguns parágrafos, funcionando como guias ao longo do texto. Esperamos que estas sirvam para muitos propósitos. Primeiramente, porque elas constituem uma série de subtítulos, ressaltando a estrutura detalhada do texto. Entretanto, por serem numerosas e freqüentemente auto-informativas, elas podem ser lidas em seqüência junto com os subtítulos convencionais, com um delineamento de cada capítulo. Elas devem, também, auxiliar os estudantes na revisão da matéria – na verdade, elas são semelhantes às anotações que os estudantes freqüentemente fazem em seus livros-texto. Por fim, como estas notas geralmente resumem a mensagem do parágrafo ou parágrafos que elas acompanham, elas podem servir como uma avaliação contínua da compreensão: se você for capaz de perceber que a chamada é a mensagem resumida do que acabou de ler, então você entendeu o tema. Ainda assim, nesta edição, acrescentamos um breve resumo para cada capítulo, esperando que ele oriente e prepare os leitores antes de iniciarem o capítulo, ou que sirva como recapitulação do que foi lido.

Assim, resumindo e, até certo ponto, reiterando, estas são algumas características-chave desta 4ª edição:

- chamadas em destaque, ao longo do texto
- resumos de todos os capítulos
- incorporação de cerca de 800 estudos recentes
- três capítulos novos sobre ecologia aplicada
- redução, em aproximadamente 15%, do tamanho total do livro
- página (em inglês) na internet (www.blackwellpublishing.com/begon), vinculada à página do livro *Essentials of ecology*, incluindo modelos matemáticos interativos, um extenso glossário, cópias da arte-final no texto e conexões com outras páginas sobre ecologia
- atualização e reformulação de todo o projeto gráfico.

Agradecimentos

Por fim, talvez a mais profunda alteração na construção da 4ª edição deste livro é que a revisão foi um trabalho realizado por dois de nós, e não mais por três. Muito sensatamente, John Harper decidiu que a aposentadoria e o papel de avô merecem, agora, maior atenção do que a co-autoria de um livro-texto. Para nós que permanecemos, fica somente um benefício: John nos permite registrar publicamente não apenas a grande satisfação de termos colaborado com ele durante todos esses anos, mas também por termos aprendido tanto com ele. Não podemos prometer que assimilamos ou, para sermos francos, aceitamos todas as suas opiniões, mas, nesta 4ª edição, esperamos ter seguido os caminhos pelos quais ele nos conduziu. Porém, se os leitores reconhecerem as tentativas de estimular e inspirar, em vez de simplesmente informar, de perguntar, em vez de aceitar, de respeitar nossos leitores, em vez de conduzi-los a uma padronização, e de evitar obediência incondicional à reputação atual, embora reconhecendo nossa dívida para com os mestres do passado, então eles terão identificado o legado intelectual de John ainda firmemente impresso no texto.

Nas edições anteriores, agradecemos aos muitos amigos e colegas que nos ajudaram criticamente em várias passagens do texto. Os efeitos de suas contribuições estão ainda fortemente presentes nesta edição, que foi lida por vários revisores, aos quais manifestamos nossos profundos agradecimentos. Muitos deles permaneceram anônimos, mas temos o prazer de agradecer pela ajuda de Jonathan Anderson, Mike Bonsall, Angela Douglas, Chris Elphick, Valerie Eviner, Andy Foggo, Jerry Franklin, Kevin Gaston, Charles Godfray, Sue Hartley, Marcel Holyoak, Jim Hone, Peter Hudson, Johannes Knops, Xavier Lambin, Svata Louda, Peter Morin, Steve Ormerod, Richard Sibly, Andrew Watkinson, Jacob Weiner e David Wharton. Na etapa de produção na Editora Blackwell, fomos auxiliados e estimulados por Jane Andrew, Elizabeth Frank, Rosie Hayden, Delia Sandford e Nancy Whilton.

Este livro é dedicado às nossas famílias – de Myke para Linda, Jessica e Robert, e de Colin para Laurel, Dominic, Jenny e Brennan, e especialmente em memória de sua mãe, Jean Evelyn Townsend.

Mike Begon
Colin Townsend

* N. de T. Publicado pela Artmed Editora sob o título *Fundamentos em ecologia*, 2.ed., em 2006.

Introdução: A Ecologia e seu Domínio

Definição e escopo da ecologia

A palavra "ecologia" foi usada pela primeira vez por Ernest Haeckel em 1869. Parafraseando Haeckel, podemos definir a ecologia como o estudo científico das interações entre os organismos e o seu ambiente. A palavra é derivada do grego *oikos*, que significa "casa". Portanto, poderíamos dizer que a ecologia é o estudo da "vida doméstica" dos organismos vivos. Krebs (1972) sugeriu uma definição menos vaga: "A ecologia é o estudo científico das interações que determinam a distribuição e a abundância dos organismos". Observe que a definição de Krebs não utiliza a palavra "ambiente"; para saber a razão disso, é necessário definir esta palavra. O ambiente de um organismo consiste em um conjunto de influências externas exercidas sobre ele, as quais são representadas por fatores e fenômenos. Tais fatores podem ser físicos e químicos (abióticos) ou mesmo outros organismos (bióticos). As "interações" da definição de Krebs, naturalmente, são interações com esses vários fatores. O ambiente, portanto, conserva aqui a posição central concedida por Haeckel em sua definição. A definição de Krebs tem o mérito de localizar o tema central da ecologia: a distribuição e a abundância dos organismos – *onde* os organismos ocorrem, *quantos* ocorrem em um determinado local e *por quê*. Assim, poderíamos propor uma definição ainda melhor de ecologia como:

> o estudo científico da distribuição e abundância dos organismos e das interações que determinam a distribuição e a abundância.

No que se refere ao tema central da ecologia, a parte da "distribuição e abundância dos organismos" é agradavelmente sucinta. Todavia, necessitamos ampliá-la. O mundo vivo pode ser encarado como uma hierarquia biológica, que inicia com partículas subcelulares e continua através das células, dos tecidos e dos órgãos. A ecologia tem três níveis de interesse: *organismo* individual, *população* (formada por indivíduos da mesma espécie) e *comunidade* (que consiste em um número maior ou menor de populações). Em relação ao organismo, a ecologia se ocupa do modo como os indivíduos são afetados pelo seu ambiente (e como eles o afetam). No nível da população, a ecologia se ocupa da presença ou ausência de determinadas espécies, da sua abundância ou raridade e das tendências e flutuações em seus números. A ecologia das comunidades trata da composição e organização de comunidades ecológicas. Os ecólogos também focalizam as rotas seguidas pela energia e pela matéria, à medida que estas se movem através de elementos vivos e não-vivos de uma categoria posterior de organização, o *ecossistema*, que compreende a comunidade junto com o seu ambiente físico. Com este nível de organização em mente, Likens (1992) estende a nossa definição preferida de ecologia incluindo "as interações entre organismos, bem como a transformação e o fluxo de energia e matéria". Entretanto, na nossa definição, transformações de matéria/energia estão como subordinadas às "interações".

Existem duas amplas abordagens que os ecólogos podem adotar em cada nível de organização ecológica. Em primeiro lugar, muito pode ser obtido partindo de propriedades em um nível abaixo: a fisiologia, quando estudamos ecologia do organismo; o tamanho da ninhada, quando investigamos a dinâmica de populações de determinadas espécies; as taxas de consumo de alimento, quando tratamos das interações entre populações de predadores e de presas; os limites da similaridade de espécies coexistentes, quando pesquisamos comunidades, e assim por diante. Uma abordagem alternativa trata diretamente das propriedades do nível de interesse – por exemplo, largura do nicho no nível do organismo; importância relativa de processos dependentes da densidade no nível da população; diversidade em espécies no nível da comunidade; taxa de produção de biomassa no nível do ecossistema – e procura relacioná-las aos aspectos abióticos ou bióticos do ambiente. Ambas as abordagens são úteis e serão usadas em cada uma das três partes deste livro: Organismos, Interações e Comunidades e Ecossistemas.

Explicação, descrição, previsão e controle

Em todos os níveis da hierarquia ecológica, tenta-se realizar muitas coisas diferentes. Em primeiro lugar, pode-se tentar *explicar* ou *compreender*. Trata-se da busca do conhecimento na tradição científica pura. No entanto, para conseguir este intento, é necessário primeiramente *descrever*. Com isso, também aumentamos nossos conhecimentos do mundo vivo. Evidentemente, para compreender algo, devemos dispor da descrição do que queremos conhecer. Do mesmo modo, embora menos óbvio, as descrições mais valiosas são aquelas realizadas tendo-se em mente um problema em especial ou "uma necessidade de compreensão". Todas as descrições são seletivas, mas, nas descrições não-direcionadas, não-realizadas com uma fi-

nalidade determinada, freqüentemente se verifica mais tarde que foram selecionados alguns fatores errados.

Os ecólogos freqüentemente tentam também *prever* o que acontecerá a um organismo, a uma população, a uma comunidade ou a um ecossistema sob um conjunto determinado de circunstâncias: com base nestas previsões, procuramos *controlar* a situação. Tenta-se minimizar os efeitos negativos dos gafanhotos prevendo quando eles provavelmente ocorrem e tomando as atitudes apropriadas. Tenta-se proteger as lavouras prevendo quando as condições serão favoráveis a elas e desfavoráveis para seus inimigos. Tenta-se preservar espécies ameaçadas propondo a política de conservação adequada. Precisa-se conservar a biodiversidade mantendo os "serviços" dos ecossistemas, tal como a proteção da qualidade química das águas naturais. Em algumas situações, a previsão e o controle podem ser realizados sem dispor de explicação ou compreensão. Porém as previsões confiáveis, as previsões exatas e as previsões sobre o que acontecerá em circunstâncias não-habituais só podem ser feitas quando se pode explicar o que está ocorrendo. A modelagem matemática desempenhou e continuará desempenhando um papel fundamental no desenvolvimento da ecologia, especialmente na nossa capacidade de prever conseqüências. Todavia, é no mundo real que estamos interessados, e o valor dos modelos deve ser julgado em termos de elucidações sobre o funcionamento dos sistemas naturais.

É importante perceber que, em biologia, existem duas classes diferentes de explicação: as explicações próximas e as distantes. Por exemplo, a distribuição e a abundância atuais de uma determinada espécie de ave podem ser "explicadas" em termos do ambiente físico que ela tolera, do alimento que ela consome e dos parasitos e predadores que a atacam. Esta é uma explicação *próxima*. Entretanto, também se pode perguntar como essa espécie de ave adquiriu essas propriedades que atualmente parecem governar a sua vida. Esta pergunta deve ser respondida mediante uma explicação em termos evolutivos. A explicação *distante* da distribuição e da abundância atuais dessa ave encontra-se nas experiências ecológicas de seus ancestrais. Em ecologia, existem muitos problemas que demandam explicações evolutivas, distantes: "Como os organismos passaram a ter determinadas combinações de tamanho, taxa de desenvolvimento, rendimento reprodutivo, etc.?" (Capítulo 4). "Por que os predadores adotam determinados padrões de comportamento de forrageio?" (Capítulo 9). "Por que as espécies coexistentes são muitas vezes semelhantes, mas raramente as mesmas?" (Capítulo 19). Tais problemas fazem parte da ecologia moderna tanto quanto a prevenção de pragas, a proteção de lavouras e a preservação de espécies raras. A capacidade de explicar e compreender melhora nossa capacidade de controle e exploração dos ecossistemas. Na busca do conhecimento, devemos combinar tanto as explicações próximas como as distantes.

Ecologia pura e aplicada

Os ecólogos se ocupam não apenas de comunidades, populações e organismos *da natureza*, mas também de ambientes construídos ou influenciados pelo homem (plantação de florestas, lavouras de trigo, depósitos de grãos, reservas naturais, etc.) e de conseqüências da influência humana *sobre* a natureza (poluição, sobre-exploração de recursos naturais, mudança climática global). Na verdade, nossa influência está tão generalizada que é muito difícil encontrar um ambiente ainda não-afetado por atividade humana. Os problemas ambientais ocupam hoje uma posição de destaque na agenda política, e os ecólogos têm claramente um papel central a desempenhar: um futuro sustentável depende especialmente do conhecimento ecológico e da nossa capacidade de prever ou produzir conseqüências segundo diferentes cenários.

Quando a 1ª edição deste livro foi publicada (1986), os ecólogos, em sua maioria, classificavam a si mesmos como cientistas puros, defendendo o direito de se ocupar da ecologia em seu próprio benefício e não querendo se desviar para projetos estritamente aplicados. Esta situação mudou drasticamente em 20 anos, em parte porque os governos transferiram o foco dos organismos de concessão para aplicações ecológicas, mas também, e fundamentalmente, porque os ecólogos responderam à necessidade de direcionar grande parte da sua pesquisa para muitos problemas ambientais que se tornaram cada vez mais prementes. Esta realidade é reconhecida nesta nova edição, por meio de um tratamento sistemático de aplicações ecológicas – cada uma das três seções termina com um capítulo de cunho aplicado. Acreditamos enfaticamente que a aplicação da teoria ecológica deve ser baseada em um conhecimento sofisticado da ciência pura. Desse modo, nossos capítulos sobre ecologia aplicada estão organizados em torno do conhecimento ecológico apresentado nos capítulos precedentes de cada seção.

Sumário

Parte 1
Organismos

INTRODUÇÃO

Preferimos começar este livro com capítulos sobre organismos, para logo depois considerar os modos como eles interagem e, por fim, tratar das propriedades das comunidades que eles constituem. Podemos chamar essa abordagem de "construtiva". Poderíamos também, muito sensatamente, ter dado um outro tratamento para o tema – iniciando com uma discussão sobre comunidades complexas de hábitats naturais ou construídos pelo homem, dando seguimento com a "desmontagem" delas em escalas cada vez menores e finalizando com capítulos sobre as características dos organismos individualmente –, uma abordagem mais analítica. Porém, nenhuma delas está "correta"! Nossa abordagem evita a necessidade de descrever padrões de comunidades antes de discutir as populações que as constituem. Porém, quando nós iniciamos com os organismos, temos de admitir que muitas das forças ambientais atuando sobre eles, em especial as espécies com as quais eles coexistem, serão examinadas integralmente apenas mais tarde neste livro.

A primeira seção inclui os organismos e as populações compostas de apenas uma espécie. Consideramos inicialmente os tipos de correspondências que foram detectadas entre os organismos e os ambientes em que eles vivem. Seria fácil iniciar com a idéia de que cada organismo, de algum modo, está perfeitamente moldado ao ambiente onde vive. Em vez disso, enfatizamos, no Capítulo 1, que os organismos com freqüência são como são e vivem onde vivem devido às restrições impostas por sua história evolutiva. As espécies não estão, todas, presentes em quase todos os lugares, e examinaremos a seguir, no Capítulo 2, as maneiras pelas quais as condições ambientais variam no espaço e no tempo e como elas impõem limites à distribuição de espécies em particular. Após, no Capítulo 3, daremos atenção aos recursos que diferentes tipos de organismos consomem e à natureza das suas interações com tais recursos.

A presença e a abundância de uma espécie conferem à sua comunidade muito do seu interesse ecológico. A abundância e a distribuição (a variação da abundância de um local para outro) são determinadas pelo equilíbrio entre natalidade, mortalidade, imigração e emigração. No Capítulo 4, consideraremos alguns dos vários esquemas de natalidade e mortalidade, de que forma eles podem ser quantificados e os modelos resultantes em "histórias de vida": perfis de crescimento, diferenciação, armazenamento e reprodução ao longo da vida. No Capítulo 5, examinaremos a interação que é, talvez, a mais generalizada atuando em populações de uma única espécie, a competição intra-específica por recursos (compartilhados) com suprimento restrito. No Capítulo 6, retornaremos à migração: imigração e emigração. Cada espécie vegetal e animal tem uma capacidade de dispersão característica. Essa capacidade determina a taxa com que os indivíduos escapam dos ambientes que são ou se tornaram desfavoráveis e a taxa com que eles descobrem locais propícios para colonização e exploração. A abundância ou raridade de uma espécie pode ser determinada pela sua capacidade de se dispersar (ou migrar) para manchas, ilhas ou continentes desocupados. Por fim, no Capítulo 7, abordaremos a aplicação dos princípios discutidos nos capítulos precedentes, incluindo a teoria de nichos, a teoria da história de vida, os padrões de migração e a dinâmica de populações pequenas, dedicando atenção especial a restauração após dano ambiental, biossegurança (resistência à invasão de espécies alóctones) e conservação de espécies.

Capítulo 1
Organismos em seus ambientes: o cenário evolutivo

A partir da nossa definição de ecologia, no Prefácio, e mesmo a partir da compreensão que o leigo tem do termo, fica claro que no âmago dessa disciplina se situa a relação entre organismos e seus ambientes. Neste capítulo, explicamos como, fundamentalmente, isso é uma relação evolutiva. O grande biólogo russo-americano Theodosius Dobzhansky é autor desta frase: "Em biologia, nada tem sentido, exceto à luz da evolução". Essa é uma verdade da ecologia, bem como de qualquer outro aspecto da biologia. Assim, tentamos aqui explicar os processos pelos quais as propriedades de diferentes tipos de espécies lhes possibilitam viver em determinados ambientes, assim como explicar também porque elas não conseguem viver em outros ambientes. Ao planejar esse cenário para o tópico, introduzimos muitas das questões que serão detalhadas em capítulos posteriores.

Na linguagem comum, a frase mais habitualmente usada para descrever o ajuste entre organismos e ambiente é: "organismo X é adaptado a", seguida por uma descrição de onde o organismo é encontrado. Assim, com freqüência ouvimos que "peixes são adaptados para viver na água" ou "cactos são adaptados para viver em condições de seca". Na linguagem comum, isso pode significar muito pouco: simplesmente que peixes possuem características que lhes permitem viver na água (e talvez os excluam de outros ambientes) ou que cactos têm características que lhes permitem viver onde a água é escassa. A palavra "adaptado" empregada aqui não informa como as características foram adquiridas.

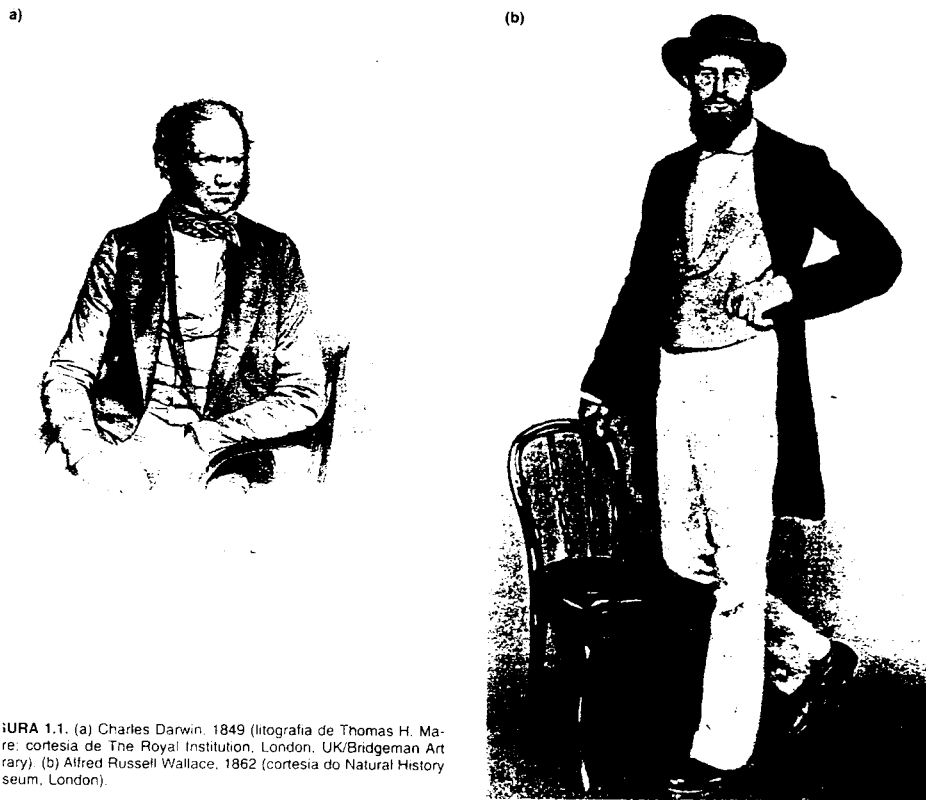
Para um ecólogo ou um biólogo evolucionista, no entanto, "X é adaptado a viver em Y" significa que o ambiente Y estabeleceu forças de seleção natural que afetaram a vida de ancestrais de X e, assim, moldaram e especializaram a evolução de X". "Adaptação" significa que ocorreu mudança genética.

Lamentavelmente, contudo, a palavra *adaptação* implica que os organismos estão moldados *aos* seus ambientes atuais, sugerindo "intenção" ou mesmo "previsão". Todavia, os organismos não foram planejados ou moldados para o presente: eles foram moldados (por *seleção natural*) por ambientes passados. Suas características refletem os sucessos e as falhas de ancestrais. Eles parecem estar aptos aos ambientes em que vivem no presente apenas porque tais ambientes tendem a ser similares àqueles do passado.

A teoria da evolução por seleção natural é uma teoria ecológica. Ela foi primeiramente elaborada por Charles Darwin (1859), embora sua essência tenha sido também examinada por Alfred Russell Wallace (Figura 1.1), seu contemporâneo e correspondente. Ela baseia-se em uma série de proposições.

1. Os indivíduos que constituem uma população de uma espécie *não são idênticos*: eles variam, embora às vezes apenas levemente, em tamanho, taxa de desenvolvimento, em resposta à temperatura, etc.
2. Ao menos parte dessa variação é *hereditária*. Em outras palavras, as características de um indivíduo são determinadas até certo ponto pela sua constituição genética. Os indivíduos recebem seus genes de seus ancestrais e, portanto, tendem a compartilhar suas características.
3. Todas as populações têm a *potencialidade* de povoar toda a Terra, e elas o fariam se cada indivíduo sobrevivesse e produzisse seu número máximo de descendentes. Porém, elas não o fazem: muitos indivíduos morrem antes da reprodução, e a maioria se reproduz menos do que a taxa máxima.
4. Ancestrais diferentes deixam *números diferentes de descendentes*, o que significa muito mais do que dizer que indivíduos diferentes produzem números diferentes de descendentes. Isso inclui também as possibilidades de sobrevivência da prole até a idade reprodutiva, a sobrevivência e a reprodução de seus descendentes; por sua vez, a sobrevivência e a reprodução dos descendentes destes últimos, e assim sucessivamente.
5. Por fim, o número de descendentes deixados por um indivíduo depende, não inteiramente, mas de maneira decisiva, da *interação entre as características do indivíduo e seu ambiente*.

a)

(b)

ɩURA 1.1. (a) Charles Darwin, 1849 (litografia de Thomas H. Ma-re; cortesia de The Royal Institution, London, UK/Bridgeman Art rary). (b) Alfred Russell Wallace, 1862 (cortesia do Natural History seum, London).

Em todo ambiente, alguns indivíduos tenderão a sobrevi- . a se reproduzir melhor e a deixar mais descendentes do e outros. Se, devido ao fato de alguns indivíduos deixarem is descendentes que outros, as características hereditárias uma população mudarem de uma geração para outra, con-era-se que ocorreu evolução por seleção natural. Essa é a cepção vaga que se tem quando se diz que a natureza é etiva. Porém, a natureza não seleciona da mesma manei- que o fazem os fitotecnistas e zootecnistas. Esses têm em ta uma finalidade definida – sementes maiores ou uma a de cavalo mais veloz. Contudo, a natureza não selecio- assim, *ativamente*: ela apenas mostra o cenário em que é esentado o jogo evolutivo da sobrevivência e reprodução erenciais.

eficácia biológica: tudo é relativo

Os indivíduos mais aptos em uma população são aqueles que deixam um número maior de descendentes. Na prática, o termo com freqüência é aplicado não a um só indivíduo, mas também a um indivíduo típico ou um tipo. Podemos dizer, por exemplo, que, em dunas arenosas, os caracóis de conchas amarelas são mais aptos do que os caracóis de conchas marrons. A *eficácia biológica* (*fitness*), então, é uma expressão relativa, e não absoluta. Os indivíduos mais aptos em uma população são aqueles que deixam um número maior de descendentes *relativamente* ao número de descendentes deixados por outros indivíduos na população.

perfeição evolutiva? não

Quando nos maravilhamos com a diversidade e complexidade das especializações, existe uma tentação de considerar cada caso como um exemplo de perfeição evolutiva. Porém, isso seria um erro. O processo evolutivo atua sobre a variabilidade genética disponível. Conseqüentemente, é improvável que a seleção natural leve à evolução de indivíduos perfeitos, com "aptidão máxima". Em vez disso, os organis-

mos se ajustam aos seus ambientes por serem "os mais aptos entre os disponíveis" ou "os mais aptos até o momento": eles não são "os melhores imagináveis". Parte da falta de ajuste surge porque nem todas as propriedades atuais de um organismo se originaram em um ambiente similar, em todos os aspectos, àquele em que ele vive no momento atual. No curso de sua história evolutiva (sua filogenia), um antepassado remoto do organismo pode ter desenvolvido um conjunto de características – a "bagagem" evolutiva – que restringem uma evolução futura. Por muitos milhões de anos, a evolução de vertebrados foi limitada àquela que pode ser alcançada por organismos com uma coluna vertebral. Além disso, muito do que hoje entendemos como ajustes precisos entre um organismo e seu ambiente também podem ser vistos como restrições: o coala vive com sucesso da folhagem de *Eucalyptus*, mas, de uma outra perspectiva, ele não pode viver sem a folhagem de *Eucalyptus*.

1.2 Especialização em nível intra-específico

O mundo natural não é composto de um *continuum* de tipos de organismos, cada um convertendo-se gradualmente no próximo: identificamos limites entre um tipo de organismo e outro. Contudo, dentro do que reconhecemos como *espécie* (definida a seguir), existe, em geral, uma considerável variação, da qual uma parte é hereditária. É sobre tal variação intra-específica, afinal, que fitotecnistas e zootecnistas (e a seleção natural) trabalham.

Uma vez que há diferenças entre os próprios ambientes experimentados por uma espécie em partes diversas da sua amplitude de distribuição, pode-se esperar que a seleção natural tenha favorecido variantes diferentes da espécie em locais distintos. A palavra *ecótipo* foi primeiramente empregada em populações vegetais (Turesson, 1922a, 1922b), visando descrever diferenças geneticamente determinadas entre populações de uma espécie que refletem ajustes entre os organismos e seus ambientes. Porém, a evolução força as características de populações a divergirem umas das outras somente se (i) existe suficiente variabilidade hereditária sobre a qual a seleção pode atuar; (ii) as forças que favorecem a divergência são fortes o bastante para se oporem ao cruzamento e à hibridação de indivíduos de diferentes locais. Duas populações não divergirão de maneira completa se seus membros (ou, no caso de vegetais, seus grãos de pólen) mantiverem contato contínuo e misturarem seus genes.

Populações localmente especializadas acabam apresentando uma diferenciação mais evidente em organismos que são móveis durante a maior parte de suas vidas. Os organismos móveis possuem uma ampla margem de controle sobre o ambiente em que vivem; eles podem sair de um ambiente letal ou desfavorável e buscar ativamente um outro. Os organismos sésseis não têm tal liberdade. Eles necessitam viver, ou morrer, nas condições onde se estabelecem. Por isso, as populações de organismos sésseis são expostas a forças de seleção natural de uma forma peculiarmente intensa.

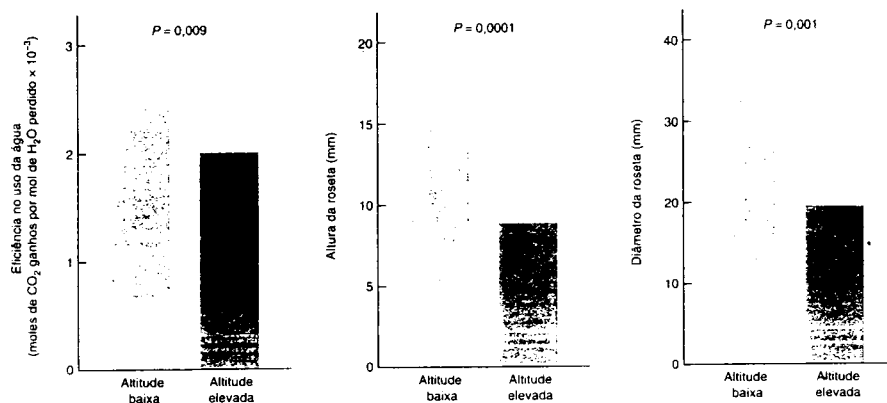
Esse contraste é evidenciado na costa marinha, onde o ambiente entre-marés oscila continuamente entre terrestre e aquático. Os organismos fixos, como algas, espongiários, mexilhões e cracas, enfrentam e toleram dois extremos de vida. Por outro lado, os camarões, os caranguejos e os peixes rastreiam seu ambiente aquático enquanto se movem; as aves costeiras exploram seu hábitat terrestre. A mobilidade de tais organismos lhes permite ajustar seus ambientes a si próprios. O organismo imóvel se ajusta ao seu ambiente.

1.2.1 Variação geográfica intra-específica: ecótipos

Arabis fecunda é uma erva perene rara, restrita aos solos de afloramentos calcários no oeste de Montana (Estados Unidos). Na realidade, essa espécie é tão rara que existem apenas 19 populações, separadas em dois grupos (de "altitude elevada" e de "altitude baixa") por uma distância de cerca de 100 km. A possível ocorrência de adaptação local, nesse caso, é de importância prática para a conservação: quatro das populações de altitude baixa estão sob a ameaça da expansão de áreas urbanas e podem necessitar de reintrodução de indivíduos de outras procedências, se elas forem mantidas. Quando as adaptações locais são muito pronunciadas, a reintrodução pode ser malsucedida. A observação de plantas em seus próprios hábitats e a verificação de diferenças entre elas não nos mostrarão se houve adaptação local no sentido evolutivo. As diferenças podem simplesmente resultar de respostas imediatas a ambientes contrastantes, desenvolvidas por plantas que são essencialmente as mesmas. Nesse sentido, plantas de altitudes elevada e baixa foram cultivadas juntas no "mesmo jardim", eliminando, assim, qualquer influência de diferenças ambientais (McKay *et al.*, 2001). Os locais de altitude baixa eram mais sujeitos à seca; tanto o ar quanto o solo eram mais quentes e secos. Portanto, no estudo realizado, as plantas de altitude baixa apresentaram maior tolerância à seca (Figura 1.2).

o equilíbrio entre adaptação local e hibridação

Por outro lado, a seleção local nem sempre supera a hibridação. Por exemplo, em um estudo com *Chamaecrista fasciculata* – uma leguminosa anual ocorrente em hábitats alterados no leste da América do Norte –, foram cultivadas em um mesmo jardim experimental, plantas oriundas do local de "ocorrência natural" ou transplantadas de distâncias de 0,1, 1, 10, 100, 1.000 e 2.000 km (Galloway e Fenster, 2000). O estudo foi repetido três vezes – no Kansas, em Maryland e no norte de Illinois. Cinco características foram medidas: germinação, sobrevivência, biomassa da parte vegetativa, produção de frutos e número de frutos produzidos por semente colocada para germinar. O estudo mostrou que, para todos os parâmetros, em todas as repetições, houve pouca ou mesmo nenhuma evidência de adaptação local, exceto em escalas espaciais muitos mais distantes (Figura 1.3). Existe "adaptação local", mas não claramente *àquele* local.

Podemos também testar se os organismos evoluíram para se tornarem especializados à vida em seus ambientes locais.

URA 1.2 Quando plantas de *Arabis fecunda* provenientes de altitudes baixa (propensa à seca) e elevada foram cultivadas no mesmo dim, houve adaptação local; aquelas oriundas da altitude baixa exibiram uma eficiência no uso da água significativamente maior, além de marem rosetas mais altas e largas (de McKay *et al.*, 2001).

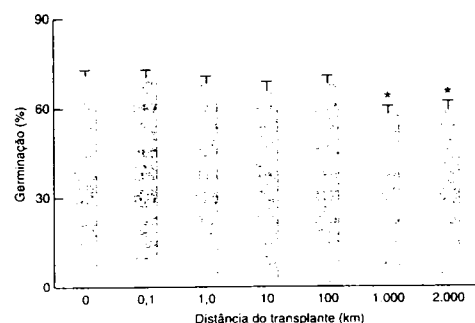



FIGURA 1.3 Porcentagem de germinação, em um jardim experimental, de populações de *Chamaecrista fasciculata* provenientes do local e transplantadas de diferentes distâncias ao longo de uma transecção no Kansas, para testar a existência de adaptação local. Os dados de 1995 e 1996 foram agrupados porque não diferem estatisticamente. As populações que diferem daquela do hábitat original ($P < 0,05$) estão indicadas por asterisco. A adaptação local ocorre somente na escala espacial maior (de Galloway e Fenster, 2000).

o é realizado por meio de experimentos de *transplantes recí-* *ocos*: comparar o seu desempenho, quando cultivado "em a" (isto é, no seu ambiente natural), com seu desempenho nge de casa" (ou seja, no hábitat de outros). Um experi- ento desse tipo (realizado com trevo branco) é descrito na óxima seção.

2.2 Polimorfismo genético

ecótipos e transitórios

Em uma escala mais detalhada do que ecótipos, é possível também detectar níveis de variação *dentro de* populações. Tal variação é conhecida como polimorfismo. Especificamente, o polimorfismo genético é "a ocorrência simultânea no mesmo hábitat de duas ou mais formas descontínuas de uma espécie, em uma proporção tal que a mais rara delas não pode ser mantida meramente por mutação recorrente ou imigração" (Ford, 1940). Nem toda essa variação representa um ajuste entre organismo e ambiente. De fato, parte dela pode representar um falso desajuste, se, por exemplo, as condições em um hábitat mudam de tal modo que uma forma é substituída por outra. Tais polimorfismos são denominados transitórios. Uma vez que todas as comunidades estão sempre mudando, muitos polimorfismos observados na natureza podem ser transitórios, manifestando até que ponto a resposta genética das populações estará sempre defasada em relação às mudanças ambientais e será incapaz de se antecipar às circunstâncias mutáveis – isso está ilustrado no exemplo da mariposa *Biston betularia* apresentado a seguir.

a manutenção de polimorfismos

Muitos polimorfismos, contudo, são mantidos ativamente em uma população por seleção natural, e há várias maneiras pelas quais isso pode ocorrer.

1. *Os heterozigotos podem ter uma maior eficácia biológica*, mas, devido à mecânica da genética mendeliana, eles geram continuamente na população homozigotos menos aptos. Tal "heterose" se observa na anemia falciforme humana, nas zonas onde há prevalência de malária. O parasito da malária ataca os eritrócitos. A mutação do tipo falciforme dá origem a eritrócitos fisiologicamente imperfeitos e malformados. No entanto, os heterozigotos para o fator falciforme possuem eficácia biológica, pois eles sofrem apenas ligeiramente de anemia e são pouco afetados pela malária. Porém, eles geram de modo contínuo homozigotos, que são perigosamente anêmicos (dois genes para o fator falciforme) ou suscetíveis à malária (sem genes para o fator falciforme). Contudo, a maior eficácia biológica do heterozigoto mantém ambos os tipos de gene na população (ou seja, um polimorfismo).
2. *Podem haver gradientes de forças seletivas* favorecendo uma forma (morfo) em um extremo do gradiente e outra forma no outro extremo. Isso pode produzir populações polimórficas em posições intermediárias do gradiente – tal situação também está ilustrada a seguir no estudo da mariposa *Biston betularia*.
3. *Pode haver uma seleção dependente da freqüência*, em que cada um dos morfos de uma espécie é mais apto quando é o mais raro (Clarke e Partridge, 1988). Acredita-se ser esse o caso quando as formas de cor rara de uma presa são mais aptas, pois elas não são reconhecidas e, por isso, são ignoradas por seus predadores.
4. *As forças seletivas podem atuar em direções distintas dentro das diferentes zonas* na população. Um exemplo notável de polimorfismo em uma população natural é proporcionado por um estudo de transplante recíproco sobre o trevo branco (*Trifolium repens*), em um campo em Gales do Norte (Reino Unido). Para determinar se as características de indivíduos se ajustavam às características locais do seu ambiente, Turkington e Harper (1979) retiraram plantas de posições marcadas no campo e as multiplicaram em clones no ambiente comum de uma estufa. Após, eles transplantaram amostras de cada clone no local de onde procedia a planta originária de tal clone (como um controle) e, além disso, introduziram uma amostra nos locais dos quais procediam todas as outras plantas (como transplante). As plantas cresceram por um ano, antes de serem removidas, secadas e pesadas. O peso médio dos trevos transplantados de volta em seus ambientes originais foi de 0,89 g, mas em locais afastados ele foi de apenas 0,52 g, uma diferença estatisticamente muito significativa. Isso proporciona uma evidência direta e forte de que clones do trevo na pastagem evoluíram e se tornaram especializados, de modo a ter um desempenho melhor em seu ambiente local. Porém, tudo isso ocorreu dentro de uma única população, que, portanto, era polimórfica.

Na verdade, a distinção entre ecótipos locais e populações polimórficas nem sempre é evidente. Isso é ilustrado por um outro estudo em Gales do Norte, onde há uma gradação de hábitats, junto à margem entre costões marinhos rochosos e pastagens. Em muitos desses hábitats, ocorre uma espécie de gramínea (*Agrostis stolonifera*). A Figura 1.4 exibe o mapa do

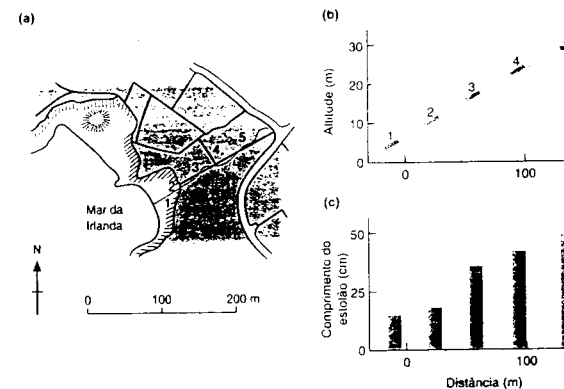



FIGURA 1.4 (a) Mapa de Abraham's Bosom, local escolhido para um estudo sobre ocorrência de evolução ao longo de distâncias pequenas. A área mais escura corresponde à pastagem manejada; as áreas mais claras correspondem aos costões marinhos rochosos. Os números indicam os locais onde a gramínea *Agrostis stolonifera* foi amostrada. Observe que a área total tem uma extensão de apenas 200 m. (b) Uma transecção vertical perpendicular à área de estudo, mostrando a mudança gradual da pastagem para as condições de costão rochoso. (c) Comprimento médio dos estolões, produzidos no jardim experimental pelas plantas coletadas da transecção (de Aston e Bradshaw, 1966).

ıl e uma das transecções na qual as plantas foram amostra-
; ela apresenta também os resultados do cultivo, no mesmo
lim, de plantas procedentes dos pontos de amostragem ao
go dessa transecção. As plantas se propagam vegetativa-
nte mediante a emissão de caules junto à superfície do solo
olões); o crescimento das plantas foi comparado pela me-
ão dos comprimentos desses estolões. No campo, foi cons-
ıdo que as plantas localizadas nos costões formavam ape-
estolões curtos, e os das plantas da pastagem eram longos.
jardim experimental, tais diferenças foram mantidas, em-
a os pontos de amostragem estivessem afastados por ape-
cerca de 30 m – certamente dentro da amplitude de dis-
são dos grãos de pólen entre as plantas. De fato, ao longo
transecção, houve correspondência entre a mudança gra-
ıl do ambiente e a mudança gradual do comprimento dos
ılões, presumivelmente com base genética, já que esta foi
rente no mesmo jardim experimental. Assim, mesmo que a escala espacial seja pequena, as forças de seleção parecem sobrepujar as forças de hibridação. Todavia, é discutível se deveríamos descrever tal situação como uma série em pequena escala de ecótipos locais ou uma população polimórfica mantida por um gradiente de seleção.

1.2.3. Variação intra-específica com pressões de seleção provocadas pelo homem

Talvez não seja surpreendente que alguns dos exemplos mais dramáticos de especialização local dentro de espécies (na verdade, da seleção natural em atuação) tenham sido impulsionados por forças ecológicas provocadas pelo homem, especialmente aquelas referentes à poluição ambiental. Estas podem provocar mudanças rápidas sob a influência de poderosas pressões de seleção. O *melanismo industrial*, por exemplo, é o fenômeno em que formas pretas ou escuras de espécies têm surgido de modo a predominar em populações de áreas industriais. Um gene dominante é tipicamente responsável pela produção em excesso do pigmento melânico preto nos indivíduos escuros. O melanismo industrial é conhecido em muitos países industrializados, sendo que mais de 100 espécies de mariposas desenvolveram formas desse tipo de melanismo.

FIGURA 1.5 Locais na Grã-Bretanha onde as freqüências das formas pálida (*forma typica*) e melânica de *Biston betularia* foram registradas por Kettlewell e seus colegas. No total, mais de 20 mil espécimes foram examinados. A forma melânica principal (*forma carbonaria*) era abundante próximo às áreas industriais e onde os ventos ocidentais prevalentes carregam poluentes atmosféricos para a direção leste. Uma forma melânica adicional (*forma insularia*, que se parece com uma forma intermediária, devido à presença de diversos genes que controlam o caráter escuro) esteve também presente, porém permaneceu oculta onde os genes para a *forma carbonaria* estavam presentes (de Ford, 1975).

melanismo industrial na mariposa *Biston betularia*

O registro mais antigo desse modo de evolução de uma espécie foi o da mariposa *Biston betularia*. O primeiro espécime escuro em uma população pálida foi capturado em Manchester (Reino Unido), em 1848. Em 1895, cerca de 98% da população dessa mariposa, em Manchester, era melânica. Após muitos anos mais de poluição, um levantamento de larga escala realizado entre 1952 e 1970 revelou a presença de 20 mil espécimes de *B. betularia* das formas pálida e melânica na Grã-Bretanha (Figura 1.5). Os ventos na Grã-Bretanha são ocidentais, dispersando poluentes industriais (em especial, fumaça e dióxido de enxofre) para a direção leste. As formas melânicas estavam concentradas na direção leste e inexistiam completamente nas partes não-poluídas do oeste da Inglaterra, de Gales, no norte da Escócia e na Irlanda. Observa-se na figura, contudo, que muitas populações eram polimórficas: as formas melânica e não-melânica coexistiam. Desse modo, o polimorfismo parece resultar tanto de alterações ambientais (maior poluição) – nesse sentido, o polimorfismo é transitório – quanto de um gradiente de pressões seletivas do oeste menos poluído para o leste mais poluído.

A principal pressão seletiva parece ser aplicada por aves predadoras das mariposas. Em um experimento de campo, uma grande quantidade de mariposas melânicas e não-melânicas (pálidas, *typica*) foi criada e liberadas em números iguais. Em uma área rural e predominantemente não-poluída do sul da Inglaterra, a maioria das mariposas capturadas por aves era melânica. Em uma área industrial próxima à cidade de Birmingham, a maioria era típica (Kettlewell, 1955). Entretanto, a interpretação segundo a qual as formas melânicas eram favorecidas simplesmente porque estavam camufladas em substratos escurecidos por fumaça nas áreas mais poluídas (e as formas típicas eram favorecidas em áreas não-poluídas, pois estavam camufladas em substratos claros) pode ser apenas parte da explicação. As mariposas permanecem sobre os troncos das árvores durante o dia, e as formas não-melânicas ficam bem-escondidas em um substrato de musgos e liquens. A poluição industrial não só escureceu o substrato das mariposas, mas também, especialmente por meio do dióxido de enxofre, destruiu a maior parte dos musgos e liquens sobre os troncos das árvores. Desse modo, a poluição por dióxido de enxofre pode ter sido tão importante quanto a fumaça na seleção de mariposas melânicas.

Na década de 1960, os ambientes industrializados na Europa Ocidental e nos Estados Unidos começaram a mudar, à medida que o petróleo e a eletricidade começaram a substituir o carvão, e uma legislação foi aprovada para estabelecer zonas livres de fumaça e reduzir a emissão industrial de dióxido de carbono. Então, com uma rapidez extraordinária, a freqüência da forma melânica recuou para níveis próximos aos verificados antes da industrialização (Figura 1.6). Novamente, houve polimorfismo transitório, mas no período em que as populações estavam seguindo outra direção.

FIGURA 1.6 Mudança na freqüência da *forma carbonaria* da mariposa *Biston betularia* na área de Manchester a partir de 1950. As linhas verticais representam o erro-padrão, e as horizontais, a amplitude de anos incluídos (de Cook *et al*., 1998).

1.3. Especiação

Fica claro, assim, que a seleção natural pode forçar populações de plantas e animais a mudar suas características – a evoluir. Porém, nenhum dos exemplos que consideramos envolveu a evolução de uma espécie nova. O que, então, justifica considerar a elevação de duas populações ao *status* de espécie? E qual é o processo – "especiação" – pelo qual duas ou mais espécies novas são formadas a partir de uma espécie original?

1.3.1. O que entendemos por "espécie"?

espécie biológica: o teste de Mayr-Dobzhansky

Os céticos têm dito, com um certo grau de verdade, que uma espécie é o que um competente taxonomista considera como tal! Por outro lado, na década de 1930, dois biólogos americanos, Mayr e Dobzhansky, propuseram um teste empírico que poderia ser usado para decidir se duas populações eram parte de uma mesma espécie ou de duas espécies diferentes. Eles reconheceram organismos como membros de uma mesma espécie aqueles que podiam se acasalar na natureza e produzir prole fértil, pelo menos potencialmente. Eles chamaram de *espécie biológica* uma espécie testada e definida desse modo. Nos exemplos usados anteriormente, sabemos que as mariposas *B. betularia* melânicas e nor-

ıis podem se acasalar e que a sua prole é integralmente fér- isso também é verdadeiro para as plantas dos diferentes os de *Agrostis*. Elas são variações intra-específicas – e não ›écies distintas.

Na prática, entretanto, os biólogos não aplicam o teste de ıyr-Dobzhansky para reconhecer uma espécie, pois não há npo e recursos suficientes para tal. Além disso, existem vas- porções do mundo vivo – a maioria dos microrganismos, r exemplo – cuja ausência de reprodução sexual torna ina- ›priado o critério estrito do cruzamento. O mais importan- é que o teste reconhece um elemento crucial no processo ›lutivo, com o qual já nos deparamos ao considerar a espe- lização dentro de espécies. Se os membros de duas popula- ›s são capazes de hibridar e seus genes são combinados e listribuídos na progênie, então a seleção natural nunca po- rá torná-los verdadeiramente distintos. Embora a seleção tural possa tender a forçar uma população a evoluir em duas mais formas distintas, a reprodução sexuada e a hibridação ›vocam novamente a mistura delas.

especiação ecológica ortodoxa

Especiação "ecológica" é a especiação induzida por seleção natural divergente em subpopulações distintas (Schluter, 2001). O cenário mais or- ›doxo para isso compreende vários estágios (Figura 1.7). Pri- ›iramente, duas subpopulações se tornam geograficamente ıladas, e a seleção natural pressiona a adaptação genética aos ıs ambientes locais. Em seguida, como um *subproduto* dessa ›erenciação genética, é estabelecido um grau de isolamento ›produtivo entre as duas. Esse pode ser "pré-zigótico", ten- ndo a impedir o cruzamento em primeiro lugar (p. ex., di- ›enças no ritual de corte), ou "pós-zigótico": viabilidade re- zida, talvez inviabilidade, da prole. Após, em uma fase de *›ntato secundário*", as duas subpopulações se reencontram. › híbridos entre indivíduos de subpopulações diferentes exi- m agora baixa eficácia biológica, porque eles não são, de o, nem uma coisa, nem outra. A seleção natural favorecerá, tão, todo o atributo, em cada subpopulação, que *reforce* o

especiações alopátrica e simpátrica

isolamento reprodutivo, em especial características pré-zigóticas, impedindo a produção de prole de híbridos de baixa eficácia biológica.

Seria errado imaginar, entretanto, que todos os exemplos de especiação se ajustam integralmente a esse cenário ortodoxo (Schluter, 2001). Primeiro, o contato secundário pode nunca acontecer. Isso seria especiação "alopátrica" pura (isto é, com todas as divergências ocorrendo em subpopulações de locais *diferentes*). Segundo, existe clara possibilidade de variação considerável nas importâncias relativas dos mecanismos pré-zigótico e pós-zigótico nas fases alopátrica e de contato secundário.

O fundamental, talvez, é que tem aumentado o apoio à opinião de que não há necessidade de uma fase alopátrica: isto é, a especiação "simpátrica" é possível, com subpopulações divergindo, apesar de não estarem geograficamente separadas uma da outra. A circunstância mais estudada em que isso tem maior chance de ocorrer (ver Drès e Mallet, 2002) provavelmente é aquela em que insetos se alimentam de mais de uma espécie de planta hospedeira e precisam se especializar para superar as defesas vegetais (defesa e especialização quanto ao consumo de recursos são examinados integralmente nos Capítulos 3 e 9). Nesse sentido, particularmente convincente é a existência de um *continuum* identificado por Drès e Mallet: partindo de populações de insetos predadores de mais de uma planta hospedeira, passando por populações diferenciadas em "raças de hospedeiros" (definidas por Drès e Mallet como populações simpátricas que trocam genes a uma taxa maior do que cerca de 1% por geração), até espécies coexistentes, intimamente relacionadas. Isso nos faz lembrar, também, de que a origem de uma espécie, seja ela alopátrica ou simpátrica, é um processo, não um evento. Na formação de uma espécie nova, tal como no cozimento de um ovo, existe algum grau de liberdade para afirmar quando ela se completou.

A evolução das espécies e o balanço entre seleção natural e hibridação são ilustrados por um caso extraordinário de duas espécies de gaivotas marinhas. A gaivota *Larus fuscus* origi-

FIGURA 1.7 O cenário ortodoxo da especiação ecológica. Uma espécie uniforme com uma grande amplitude (1) se diferencia (2) em subpopulações (p. ex., separadas por barreiras geográficas ou dispersadas em ilhas diferentes), que se tornam geneticamente isoladas uma da outra (3). Após evolução no isolamento, elas podem encontrar-se novamente, quando são incapazes de formar híbridos (4a), tornando-se espécies biológicas verdadeiras, ou produzem híbridos de eficácia biológica mais baixa (4b). Neste segundo caso, a evolução pode favorecer características que impedem o cruzamento entre as "espécies emergentes" até que elas sejam espécies biológicas verdadeiras.

nou-se na Sibéria e colonizou progressivamente na direção oeste, formando uma cadeia ou *continuum* de formas diferentes, expandindo-se para a Grã-Bretanha e Islândia (Figura 1.8). As formas vizinhas ao longo do *continuum* são distintas, mas hibridam rapidamente na natureza. As populações vizinhas são, portanto, consideradas como parte da mesma espécie, e os taxonomistas dão a elas apenas o *status* de "subespécies" (p. ex., *L. fuscus graellsii*, *L. fuscus fuscus*). As populações da gaivota, entretanto, também se expandiram na direção leste da Sibéria, novamente formando um *continuum* de formas que hibridam livremente. Juntas, as populações que se expandiram para o leste e o oeste circundam o hemisfério norte. Elas se encontram e se sobrepõem no norte da Europa. Lá, os *continuum* oriundos do leste divergiram, tanto que é fácil identificá-los, sendo reconhecidos como duas *espécies* distintas, *L. fuscus* e *L. argentatus*. Além disso, as duas espécies não hibridam: elas tornaram-se espécies biológicas verdadeiras. Nesse extraordinário exemplo, podemos, então, perceber como duas espécies distintas evoluíram a partir de um estoque original e que os estágios de suas divergências permaneceram inalterados no *continuum* que as conecta.

1.3.2. Ilhas e especiação

Veremos reiteradamente mais tarde neste livro (em especial no Capítulo 21) que o isolamento de ilhas – e não apenas porções de terra circundada de água – podem ter um efeito profundo na ecologia das populações e comunidades que vivem nesses locais. Tal isolamento também proporciona o ambiente mais favorável para as populações se separarem em espécies distintas. Mais célebre exemplo de evolução e especiação em ilhas é o caso dos tentilhões de Darwin, no arquipélago de Galápagos. Galápagos é constituído de ilhas vulcânicas isoladas no Oceano Pacífico, a cerca de 1.000 km a oeste do Equador e a 750 km da Ilha dos Cocos, que dista 500 km da América Central. A mais de 500 m acima do nível do mar, a vegetação é do tipo campestre aberta. Abaixo dessa altitude, situa-se uma zona úmida de floresta intercalada, com transição gradual para uma faixa costeira de vegetação desértica dotada de algumas espécies endêmicas de cactáceas (*Opuntia*). Catorze espécies de tentilhões são encontradas nessas ilhas. As relações evolutivas entre elas foram estabelecidas por técnicas moleculares (analisando a variação em DNA "microssatélite") (Figura 1.9) (Petren *et al.*, 1999). Esses testes modernos são acurados e confirmam o ponto de vista há tempos aceito de que a árvore genealógica dos tentilhões de Galápagos irradiou de um tronco comum: uma única espécie ancestral, que invadiu as ilhas a partir do continente centro-americano. Os dados moleculares também fornecem forte evidência de que o tentilhão canoro (*Certhidea olivacea*) foi o primeiro a se separar do grupo fundador, sendo provavelmente o mais similar aos ancestrais colonizadores originais. O processo completo de divergência evolutiva dessas espécies parece ter acontecido em menos de três milhões de anos.

FIGURA 1.8 Duas espécies de gaivotas, *Larus fuscus graellsii* e *Larus argentatus argentatus*, divergiram a partir de um ancestral comum à medida que foram colonizando e circundando o hemisfério norte. Onde ocorrem juntas no norte da Europa, não conseguem cruzar, sendo claramente reconhecidas como duas espécies distintas. Entretanto, ao longo de suas distribuições, encontram-se conectadas por uma série de raças ou subespécies, as quais intercruzam livremente (de Brookes, 1998).

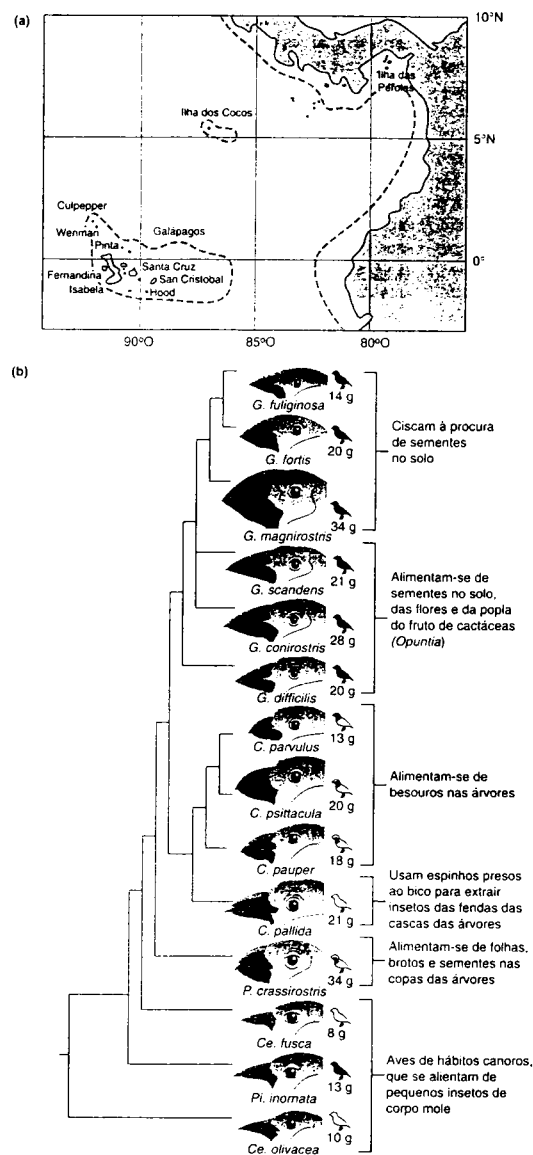



FIGURA 1.9 (a) Mapa das Ilhas Galápagos, mostrando suas posições em relação à América Central; no equador, 5° correspondem a aproximadamente 560 km. (b) Reconstrução da história evolutiva dos tentilhões de Galápagos, com base na variação do comprimento dos microssatélites de DNA. Os hábitos alimentares das várias espécies são também mostrados. Os desenhos das aves são proporcionais ao tamanho corporal real. A quantidade máxima de coloração preta na plumagem do macho e a média da massa corporal são apresentadas para cada espécie. A *distância genética* (uma medida da diferença genética) entre as espécies está representada pelo comprimento das linhas horizontais. Observe a separação grande e precoce de *Certhidea olivacea* em relação às demais espécies, sugerindo que ele pode ser bastante semelhante aos fundadores que colonizaram as ilhas. *C.* = *Camarhynchus*; *Ce.* = *Certhidea*; *G.* = *Geospiza*; *P.* = *Platyspiza*; *Pi.* = *Pinaroloxias* (de Petren *et al.*, 1999).

Hoje, permanecendo isolados nas ilhas, a despeito de terem um parentesco muito próximo, os tentilhões de Galápagos irradiaram em uma variedade de espécies com ecologias contrastantes (Figura 1.9), ocupando nichos ecológicos que, em outra situação, são preenchidos por espécies sem qualquer parentesco. Os membros de um grupo, incluindo *Geospiza fuliginosa* e *G. fortis*, possuem bicos fortes e ciscam à procura de sementes enquanto saltitam sobre o solo. *Geospiza scandens* tem bico mais fino e um pouco mais longo, alimentando-se das flores e da polpa dos frutos de cactáceas, bem como de sementes. Os tentilhões de um terceiro grupo possuem bico do tipo psitaciforme, alimentando-se de folhas, brotos, flores e frutos; um quarto grupo, também com bico do tipo psitaciforme (*Camarhynchus psittacula*) tornou-se insetívoro, alimentando-se de besouros e outros insetos na copa das árvores. Um outro tipo, conhecido como tentilhão pica-pau, *Camarhynchus* (*Cactospiza*) *pallida*, extrai insetos das fendas, utilizando-se de um espinho ou pequeno pedaço de ramo preso ao bico, enquanto um grupo adicional inclui o tentilhão canoro (*Certhidia olivacea*), que voa ativamente coletando pequenos insetos no dossel da floresta e no ar. O isolamento – tanto do arquipélago quanto das ilhas que o compõem – levou a uma linha evolutiva original, irradiando em uma série de espécies, cada qual se ajustando ao seu próprio ambiente.

1.4 Fatores históricos

Nosso mundo não foi construído por alguém que pegou as espécies uma a uma, testou-as em cada tipo de ambiente e moldou-as, de modo que cada uma delas encontrasse seu local perfeito. Em nosso mundo, as espécies vivem em um lugar por razões que com freqüência são, ao menos em parte, acidentes da história. Ilustraremos esse tema, primeiramente, por meio da continuação do nosso exame sobre ilhas.

1.4.1 Padrões insulares

Muitas das espécies ocorrentes em ilhas são ligeira ou profundamente diferentes daquelas da área continental comparável mais próxima. De maneira simplificada, pode-se dizer que isso obedece a duas razões principais.

1. Os animais e plantas da ilha estão limitados aos tipos cujos ancestrais conseguiram se dispersar e chegar nela, embora a amplitude dessa limitação dependa do isolamento da ilha e da capacidade intrínseca de dispersão do animal ou planta em questão.
2. Devido ao isolamento, como vimos na seção anterior, a taxa de mudança evolutiva em uma ilha com freqüência pode ser rápida o bastante para compensar com uma boa margem os efeitos do intercâmbio de material genético entre a população insular e as populações aparentadas de outro local.

Desse modo, as ilhas contêm muitas espécies únicas ("*endêmicas*" – espécies encontradas em apenas uma área), bem como muitas "raças" ou "subespécies" diferenciadas, as quais são distinguíveis das formas continentais. Uns poucos indivíduos que eventualmente se dispersam para uma ilha habitável podem formar núcleos de uma nova espécie em expansão. Suas características seriam moldadas por determinados genes que estavam representados entre os colonizadores – é improvável que sejam uma amostra perfeita da população ancestral. O que a seleção natural pode fazer com essa *população fundadora* é limitado pelo que se encontra na sua restrita amostra de genes (mais mutações raras e ocasionais). Na verdade, muitos dos desvios entre populações isoladas em ilhas parecem ser devidos ao *efeito da fundação* – a composição aleatória de um grupo comum de genes fundadores impõe limites e força a variação existente para a seleção natural agir.

As moscas-da-fruta (*Drosophila*) do Havaí oferecem um outro exemplo bem elucidativo de formação de espécies em ilhas. A cadeia de ilhas do Havaí (Figura 1.10) é de origem vulcânica, tendo sido formada de maneira gradual durante os últimos 40 milhões de anos à medida que o centro da placa tectônica do Pacífico se deslocava continuamente sobre um *hot spot* em direção sudeste (Niihau é a mais antiga das ilhas, e Havaí propriamente dita é a mais recente). A riqueza em *Drosophila* havaianas é impressionante: existem provavelmente 1.500 espécies de *Drosophila* em todo o mundo, mas ao menos 500 delas são encontradas apenas nas ilhas do Havaí.

espécies de *Drosophila* do Havaí

Cerca de 100 espécies de *Drosophila* de "asas pintadas" são de particular interesse. As linhagens pelas quais essas espécies evoluíram podem ser seguidas pela análise dos padrões de bandas, encontrados nos cromossomos gigantes das glândulas salivares das suas larvas. A árvore evolutiva resultante é mostrada na Figura 1.10, em que cada espécie está colocada acima da ilha onde ocorre (existem apenas duas espécies encontradas em mais de uma ilha). O elemento histórico de "quem vive onde" é bem aparente: as espécies mais antigas vivem nas ilhas mais antigas, e, à medida que novas ilhas foram formadas, poucos indivíduos chegaram a elas e finalmente evoluíram até espécies novas. Ao menos algumas dessas espécies parecem ajustar-se ao mesmo ambiente que outras em ilhas diferentes. Entre as espécies estreitamente aparentadas, *D. adiastola* (espécie 8), por exemplo, é encontrada apenas em Maui, e *D. setosimentum* (espécie 11), somente no Havaí; entretanto, os ambientes em que elas vivem são aparentemente indistinguíveis (Heed, 1968). O que é mais notável, é a força e a importância do isolamento (junto com a seleção natural) na geração de espécies novas. Desse modo, as biotas insulares ilustram dois pontos importantes e relacionados: (i) que existe um componente histórico no ajuste entre organismos e ambientes; (ii) que não existe apenas um organismo perfeito para cada tipo de ambiente.

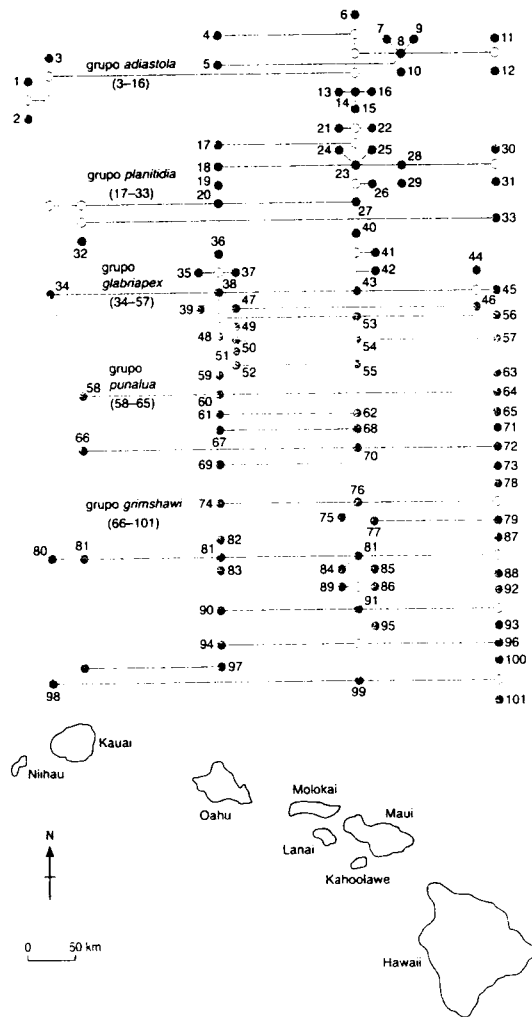



FIGURA 1.10 Árvore evolutiva que relaciona as espécies de *Drosophila* de asas pintadas do Havaí, estabelecida pela análise dos padrões de bandas cromossômicas. As espécies mais antigas são *D. primaeva* (espécie 1) e *D. attigua* (espécie 2), encontradas somente na ilha de Kauai. As outras espécies estão representadas por círculos cheios; as espécies hipotéticas, necessárias para relacionar as espécies atuais, estão representadas por círculos vazios. Cada espécie foi colocada acima da ilha ou ilhas onde é encontrada (embora Molokai, Lanai e Maui estejam agrupadas). Em Niihau e Kahoolawe, não há *Drosophila* (de Carson e Kaneshiro, 1976; Williamson, 1981).

.4.2 Movimentos de massas terrestres

á muito tempo, as curiosas distribuições de espécies en- e os continentes, aparentemente inexplicáveis em termos : dispersão por grandes distâncias, levaram biólogos, em pecial Wegener (1915), a sugerir que os próprios continentes devem ter-se deslocado. Essa idéia foi rejeitada com vigor pelos geólogos, até que medições geomagnéticas exigiram a mesma explicação, aparentemente bastante improvável. A descoberta de que as placas tectônicas da crosta terrestre se movem, com a conseqüente migração dos continentes (Figura 1.11b-e), reconciliou geólogos e biólogos.

Assim, enquanto ocorriam os principais desenvolvimentos evolutivos nos reinos vegetal e animal, suas populações foram divididas e separadas, e áreas de terra se deslocaram através das zonas climáticas.

A Figura 1.12 mostra um exemplo de um grupo importante de organismos (as aves grandes sem vôo potente) cujas distribuições só começam a ter sentido à luz do mo-

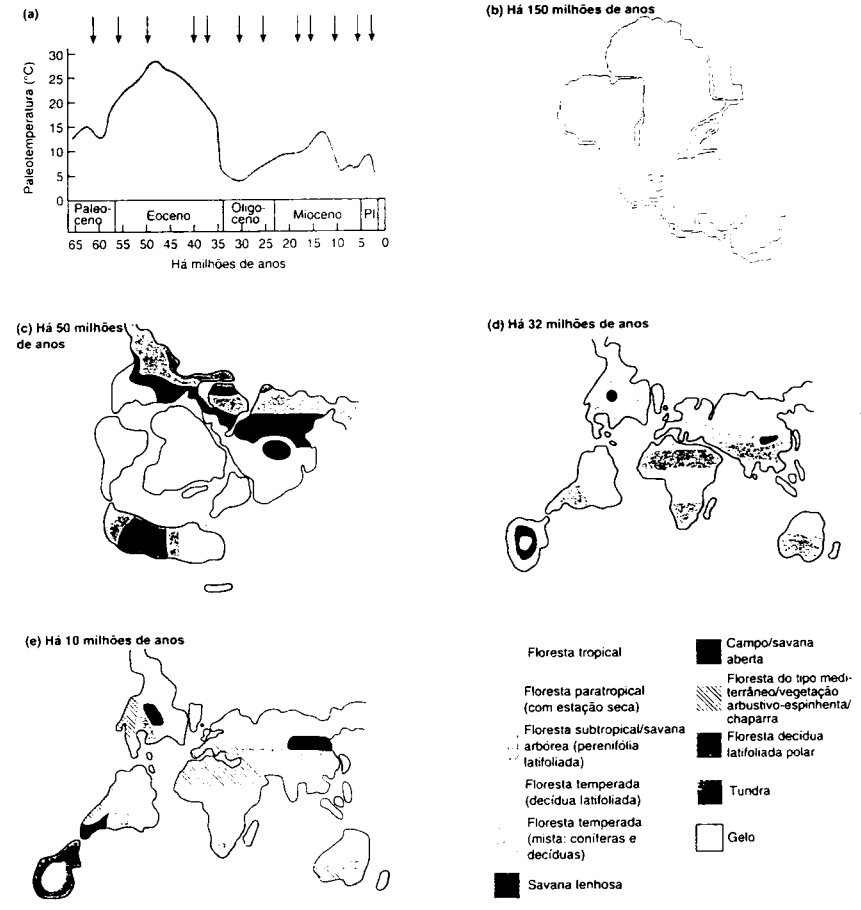



FIGURA 1.11 (a) Mudanças na temperatura do Mar do Norte ao longo dos últimos 60 milhões de anos. Durante esse período, houve grandes alterações no nível do mar (setas), as quais propiciaram a dispersão tanto de plantas quanto de animais entre as massas terrestres. (b-e) Deriva continental. (b) O antigo supercontinente de Gonduana começou a dividir-se há cerca de 150 milhões de anos. (c) Há aproximadamente 50 milhões de anos (começo do Eoceno médio), desenvolveram-se faixas reconhecíveis de vegetação distinta e, (d) por volta de 32 milhões de anos (início do Oligoceno), estas se tornaram mais claramente definidas. (e) Há cerca de 10 milhões de anos (início do Mioceno), grande parte da geografia atual dos continentes tornou-se estabelecida, porém com diferenças drásticas em relação ao clima e à vegetação atuais; a posição da calota de gelo da Antártida é altamente esquemática (segundo Norton e Sclater, 1979; Janis, 1993; e outras fontes).

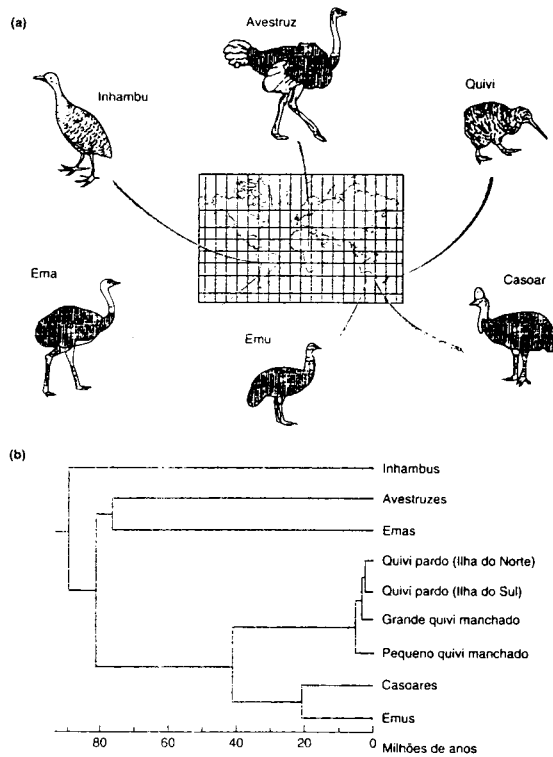



FIGURA 1.12 (a) Distribuição de aves sem vôo potente. (b) Árvore filogenética das aves ápteras e o tempo estimado de suas divergências (segundo Diamond, 1983; com base nos dados de Sibley e Ahlquist).

mento das massas terrestres. Seria injustificado dizer que os nus e os casoares estão onde estão porque representam o elhor ajuste aos ambientes australianos, e as emas e os inhamis estão onde estão porque representam o melhor ajuste aos nbientes sul-americanos. É bem provável que suas distribui›es discrepantes sejam determinadas em especial pelos movientos pré-históricos dos continentes e pela ulterior impossilidade de que algumas linhas evolutivas geograficamente isodas alcancem o ambiente das outras. Na verdade, técnicas oleculares possibilitam analisar o momento em que aves disıtas sem vôo potente iniciaram sua divergência evolutiva (Fiıra 1.12). O inhambu parece ter sido o primeiro a divergir e se tornar evolutivamente separado dos demais, os *ratitas*. m seguida, a Australásia se separou dos outros continentes ilinos e, destes, os estoques ancestrais das avestruzes e emas ram subseqüentemente separados quando do surgimento da lha do Atlântico entre a África e a América do Sul. Na Ausalásia, o Mar da Tasmânia se fendeu há aproximadamente 80 milhões de anos, e os ancestrais do quivi abriram seu caminho, há cerca de 40 milhões de anos, supostamente saltando entre as ilhas, em direção à Nova Zelândia, onde a divergência das espécies atuais é recente. Uma interpretação sobre as tendências evolutivas entre mamíferos durante grande parte do mesmo período é fornecida por Janis (1993).

1.4.3. Mudanças climáticas

As mudanças climáticas ocorreram em escalas temporais mais curtas do que os movimentos de massas terrestres (Boden *et al.*, 1990; IGBP, 1990). Grande parte do que se observa na distribuição atual das espécies representa as etapas de recuperação frente às mudanças climáticas ocorridas no passado. As mudanças no clima, em particular durante os períodos glaciais do Pleistoceno, são em parte responsáveis pelos padrões atuais de distribuição de plantas e animais. A magnitude des-

sas mudanças climáticas e bióticas está apenas começando a ser desvendada, à medida que a tecnologia para descoberta, análise e datação de restos biológicos se torna mais sofisticada (em particular pela análise de amostras de pólen enterradas). Progressivamente, essas técnicas permitem determinar quanto da distribuição atual de organismos representa uma especialização local precisa aos ambientes atuais e quanto é uma impressão digital deixada pela mão da História.

os ciclos glaciais do Pleistoceno...

As técnicas de medição de isótopos de oxigênio em testemunhos oceânicos indicam que podem ter ocorrido 16 ciclos glaciais no Pleistoceno, cada um com duração de aproximadamente 125 mil anos (Figura 1.13a). Cada fase glacial parece ter durado de 50 a 100 mil anos, com intervalos breves de 10 a 20 mil anos, durante os quais as temperaturas aumentaram até valores próximos aos verificados atualmente. Isso sugere que as floras e faunas atuais seriam singulares, porque elas se desenvolveram ao final de uma série de períodos de aquecimento catastróficos e incomuns.

Durante os 20 mil anos posteriores ao pico da última glaciação, as temperaturas do globo se elevaram em torno de 8°C, e a taxa de mudança da vegetação em grande parte desse período tem sido detectada pelo exame de registros polínicos. As espécies vegetais lenhosas que predominam nos perfis polínicos no Lago Rogers, em Connecticut (Figura 1.13b), surgiram em etapas: primeiro o espruce e, mais recentemente, o castanheiro. Cada novo aparecimento incrementou o número de espécies, que tem aumentado continuamente nos últimos 14 mil anos. O mesmo padrão é repetido em perfis europeus.

À medida que o número de registros polínicos foi aumentando, tornou-se possível não só acompanhar as mudanças na vegetação em um ponto no espaço, mas também começar a mapear os movimentos das diferentes espécies através dos continentes (ver Bennet, 1986). Nas invasões posteriores ao recuo do gelo no leste da América do Norte, o espruce foi seguido pelo "*jack pine*" (*Pinus banksia-*

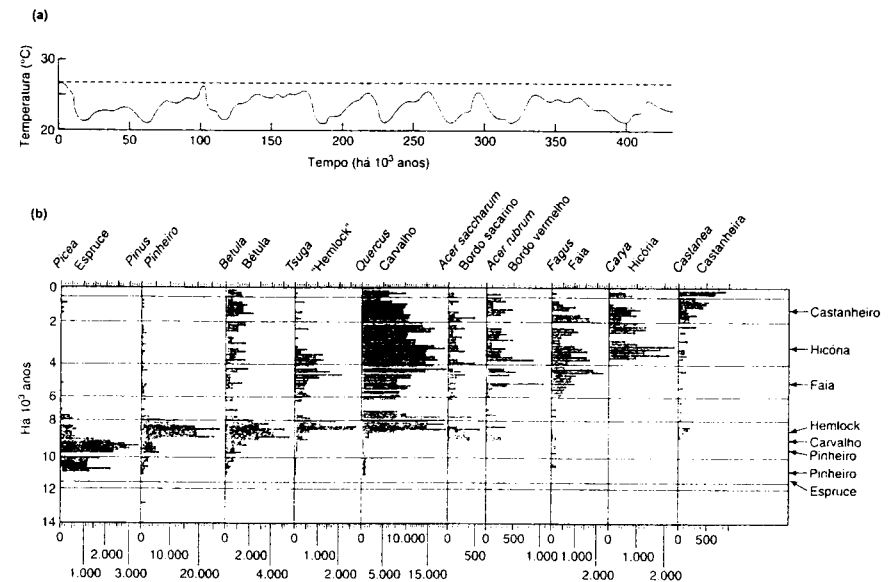



FIGURA 1.13 (a) Estimativa das variações de temperatura ao longo do tempo, durante os ciclos glaciais nos últimos 400 mil anos. As estimativas foram obtidas por comparação de razões de isótopos de oxigênio em fósseis retirados de testemunhos oceânicos no Caribe. A linha tracejada corresponde à razão de 10 mil anos atrás, no começo do período de aquecimento atual. Períodos tão quentes quanto o atual têm sido eventos raros, e o clima durante a maior parte dos últimos 400 mil anos tem sido do tipo glacial (segundo Emiliani, 1966; Davis, 1976). (b) Perfis de pólen acumulado a partir dos últimos períodos glaciais até o presente, em sedimentos do Rogers Lake, Connecticut. A data estimada da chegada de cada espécie em Connecticut é mostrada por setas à direita da figura. As escalas horizontais representam o influxo do pólen: 10^3 grãos cm^{-2} ano^{-1} (segundo Davis *et al.*, 1973).

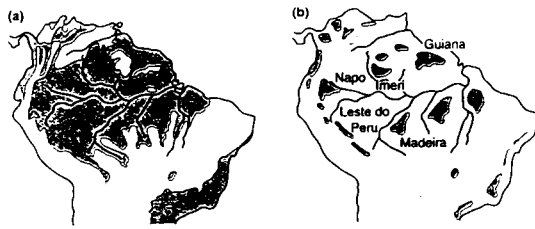



FIGURA 1.14 (a) Distribuição atual das florestas tropicais na América do Sul. (b) Possível distribuição dos refúgios de floresta tropical no tempo em que o último período glacial estava no pico, a julgar pelos *hot spots* atuais de diversidade de espécies na floresta (de Ridley, 1993).

·) ou pelo pinheiro vermelho, que se estenderam para o nor-
a uma taxa de 350 a 500 m ano^{-1}, por vários milhares de
os. O pinheiro-branco-do-Canadá começou sua migração
rca de mil anos mais tarde, na mesma época do carvalho.
uem também teve uma expansão rápida (200 a 300 m ano^{-1})
i a *hemlock* (*Tsuga*), chegando à maioria dos locais por volta
· 1000 após o pinheiro-branco-do-Canadá. O castanheiro se
oveu lentamente (100 m ano^{-1}), mas logo se tornou uma
pécie dominante. As árvores florestais ainda hoje continuam
igrando para áreas degeladas. Isso implica claramente que o
oso de um período interglacial médio é demasiado curto para
ie se alcance o equilíbrio florístico (Davis, 1976). Tais fato-
s históricos serão retomados no Capítulo 21, quando consi-
rarmos os diferentes padrões de riqueza em espécies e biodi-
rsidade.

A "história" pode também ter um impacto manifestado em escalas espaciais e temporais muito menores. Os distúrbios à comunidade bentônica
omunidade de fundo) de um riacho se fazem sentir, em es-
la muito pequena, quando eventos de alta descarga (associa-
ɔs com temporais e derretimento de neve) provocam um
osaico de manchas evidenciado por perda de substrato, au-
ento de substrato ou nenhuma mudança (Matthaei et al.,
)99). As comunidades de invertebrados associadas com as
ferentes histórias de manchas são nítidas por um período de
eses, no qual é provável que ocorra um outro evento de alta
scarga. Da mesma maneira que a distribuição de árvores em
lação a períodos glaciais repetidos, a fauna de riacho rara-
ente pode alcançar um equilíbrio entre distúrbios de cheias
Aatthaei e Townsend, 2000).

Os registros de mudanças climáticas nos trópicos são bem menos completos do que para as regiões temperadas. Por isso, existe a inclinação a ima-
nar que, enquanto drásticas mudanças climáticas e invasões
: gelo foram dominantes em regiões temperadas, os trópicos
rmaneceram no estado que conhecemos hoje. Isso certamen-
não corresponde à realidade. Dados de fontes variadas indi-
m que houve flutuações abruptas em climas pós-glaciais na
Ásia e na África. Em áreas continentais de monção (p. ex., Tibet, Etiópia, Sahara Ocidental e África subequatorial), o período pós-glacial começou com uma fase extensa de umidade alta, seguida por uma série de fases de aridez intensa (Zahn, 1994). Na América do Sul, está emergindo um quadro de mudanças na vegetação que se compara àqueles ocorrentes em regiões temperadas, como a expansão da floresta tropical em períodos mais quentes e mais úmidos, e a sua redução até manchas menores circundadas por savana, durante períodos glaciais mais frios e mais secos. O apoio para essa interpretação provém da distribuição atual de espécies nas florestas tropicais da América do Sul (Figura 1.14). Lá, os *hot spots* de biodiversidade são aparentes e são considerados como prováveis sítios de refúgios florestais durante os períodos glaciais e, portanto, também locais com taxas elevadas de especiação (Prance, 1987; Ridley, 1993). Nessa interpretação, as distribuições atuais das espécies podem novamente ser vistas de modo preponderante como acidentes da história (onde os refúgios se localizavam), em vez de retratarem correspondências precisas entre as espécies e seus ambientes.

como comparar o aquecimento global?

As evidências de alterações na vegetação após a última retração das geleiras sugerem consequências prováveis do aquecimento global (possivelmente de 3ºC nos próximos 100 anos), que é previsto como resultado de aumentos contínuos do dióxido de carbono atmosférico (discutido em detalhes nas seções 2.9.1 e 18.4.6). Contudo, as escalas são completamente diferentes. O aquecimento pós-glacial ocorreu ao longo de 20 mil anos, e as mudanças na vegetação processaram-se em taxas menores. Porém, as projeções atuais para o século XXI determinam uma amplitude de deslocamento das árvores a taxas de 30 a 500 km por século, em comparação às taxas de 20 a 40 km por século, típicas do passado (excepcionalmente, de 100 a 150 km). Chama a atenção o fato de que a única extinção de uma espécie arbórea com datação exata, a da *Picea critchfeldii*, ocorreu há cerca de 15 mil anos, em um período de aquecimento pós-glacial especialmente rápido (Jackson e Weng, 1999). Evidentemente, mudanças ainda mais rápidas no futuro poderiam resultar em extinções de muitas outras espécies (Davis e Shaw, 2001).

1.4.4 Convergências e paralelismos

estruturas análogas e homólogas

O ajuste entre a natureza dos organismos e seu ambiente muitas vezes pode ser visto como uma similaridade de forma e comportamento entre os organismos vivendo em um ambiente semelhante, mas pertencentes a linhas filéticas diferentes (isto é, ramos diferentes da árvore evolutiva). Tais semelhanças também enfraquecem ainda mais a idéia de que para cada ambiente existe um único organismo perfeito. Essa tendência é convincente em particular quando as linhas filéticas estão muito afastadas umas das outras e quando papéis semelhantes são desempenhados por estruturas com origens evolutivas completamente diversas, ou seja, quando as estruturas são *análogas* (com superficial semelhança em forma ou função), mas não *homólogas* (derivadas de uma estrutura equivalente, a partir de um ancestral comum). Quando isso ocorre, dizemos que há *evolução convergente*. Muitas espermatófitas e algumas pteridófitas, por exemplo, usam o apoio de outras plantas para ascender no dossel da vegetação e, assim, ter acesso a mais luz do que se dependessem de seus próprios tecidos de sustentação. Essa capacidade de ascender evoluiu em muitas famílias distintas, e órgãos completamente diversos transformaram-se em estruturas escandentes (Figura 1.15a): elas são estruturas análogas. Em outras espécies vegetais, o mesmo tipo de órgão transformou-se em estruturas totalmente diferentes com funções bem distintas – por isso, elas são homólogas (Figura 1.15b).

Outros exemplos podem ser usados para mostrar os *paralelismos* nas rotas evolutivas em grupos separados que irradiaram após serem isolados uns dos outros. O exemplo clássico de tal evolução paralela é a radiação entre os mamíferos placentários e marsupiais. Os marsupiais chegaram ao continente australiano no período Cretáceo (há cerca de 90 milhões de anos), quando os únicos outros mamíferos presentes eram os curiosos monotremados ovíparos (atualmente representados somente pelas équidnas espinhosas [*Tachyglossus aculeatus*] e o ornitorrinco bico-de-pato [*Ornithorynchus anatinus*]). Produziu-se, então, um processo evolutivo de radiação, que, em muitos aspectos, se compara exatamente ao ocorrido nos ma-

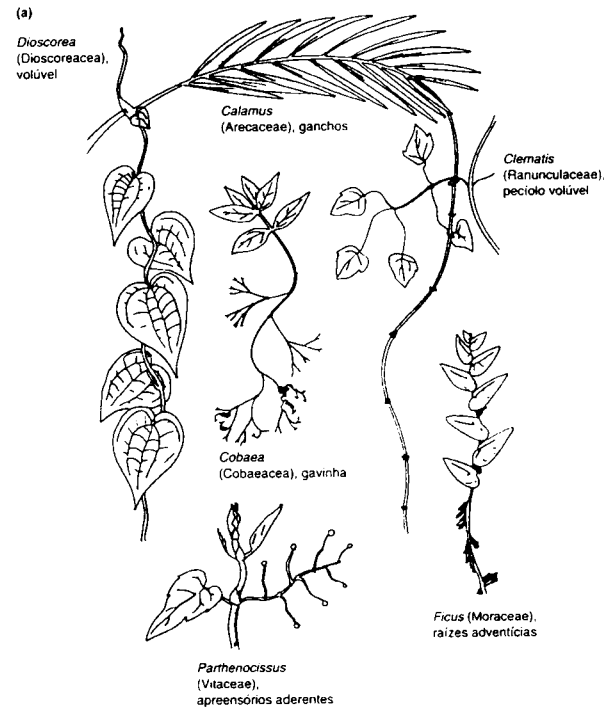



FIGURA 1.15 Uma diversidade de características morfológicas de espermatófitas escandentes. (a) Características estruturais análogas, isto é, derivadas de transformações de partes vegetativas totalmente diferentes, como, por exemplo, lâminas foliares, pecíolos, caules e raízes (*continua*).

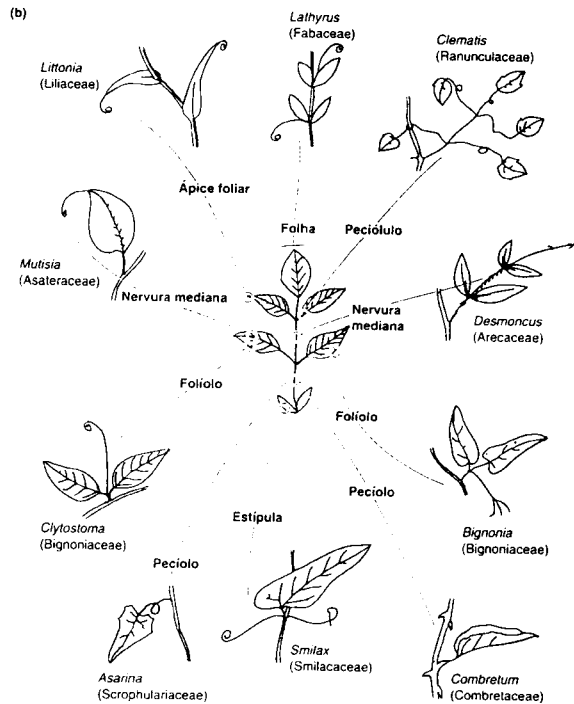



FIGURA 1.15 *(continuação)* (b) Características estruturais homólogas, ou seja, derivadas de modificações de um mesmo órgão (a folha) representadas por meio de uma folha idealizada no centro da figura (cortesia de Alan Bryant).

míferos placentários em outros continentes (Figura 1.16). A sutileza dos paralelismos, tanto na forma dos organismos quanto no seu estilo de vida, é tão notável que fica difícil evitar a interpretação de que os ambientes de placentários e marsupiais propiciaram oportunidades similares, às quais os processos evolutivos dos dois grupos responderam de maneiras semelhantes.

1.5 O ajuste entre comunidades e seus ambientes

1.5.1 Biomas terrestres

Antes de examinar as diferenças e semelhanças entre comunidades, é necessário considerar os grandes agrupamentos, os "biomas", nos quais os biogeógrafos reconhecem notáveis diferenças na flora e na fauna de diversas partes do mundo. O número de biomas distinguíveis é uma questão de ponto de vista. Eles certamente exibem transição de um para outro, e limites bem-definidos são mais uma conveniência para cartógrafos do que uma realidade da natureza. Descrevemos oito biomas terrestres e ilustramos sua distribuição global na Figura 1.17, bem como mostramos de que forma eles podem estar relacionados à temperatura e à precipitação anuais (Figura 1.18) (ver Wodward, 1987, para uma explanação mais detalhada). Independentemente da classificação adotada, é necessário compreender a terminologia que descreve e distingue esses biomas, quando considerarmos questões-chave mais tarde neste livro (em especial nos Capítulos 20 e 21). Por que existem mais espécies em algumas comunidades do que em outras? Algumas comunidades têm composições mais estáveis do que outras e, se isso acontece, por quê? Ambientes mais produtivos sustentam comunidades com maior diversidade? Ou comunidades com maior diversidade usam de maneira mais produtiva os recursos disponíveis?

A *tundra* (ver Figura 1 do encarte) ocorre ao redor do Círculo Ártico, além do limite das árvores. Pequenas áreas de tundra também são encontradas em ilhas subantárticas do hemisfério sul. A

tundra

FIGURA 1 Tundra ártica, Groenlândia (cortesia de J. A. Vickery).

(a) (b)

FIGURA 2 Florestas de coníferas: (a) vista aérea de uma floresta de coníferas, em Alberta, Canadá (© Planet Earth Pictures/Martin King) e (b) floresta de pinheiros no outono, na Suécia (© Planet Earth Pictures/Jan Tove Johansson).

(a) (b)

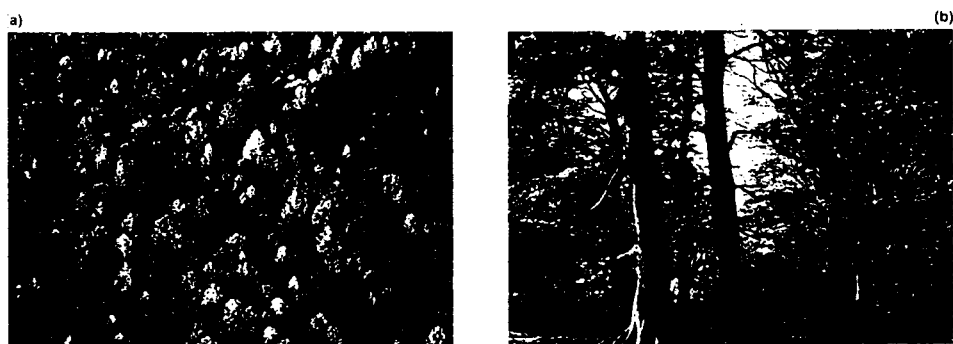



FIGURA 3 Florestas temperadas: (a) floresta mista no outono, na Carolina do Norte, EUA (© The Image Bank/Arthur Mayerson) e (b) floresta de faias no final do verão, em Harburn, Escócia (© Ecoscene/Wilkinson).

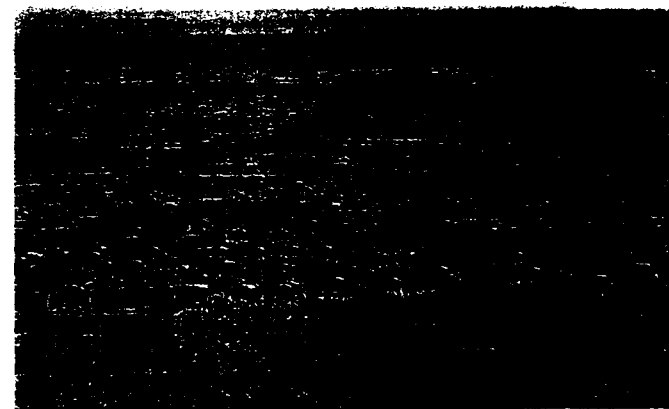



FIGURA 4 Savana. Manadas imensas de gnus e zebras comuns, vistas do Naabi Hill, Serengeti, Tanzânia (© Images of Africa/David Keith Jones).

(a) (b)

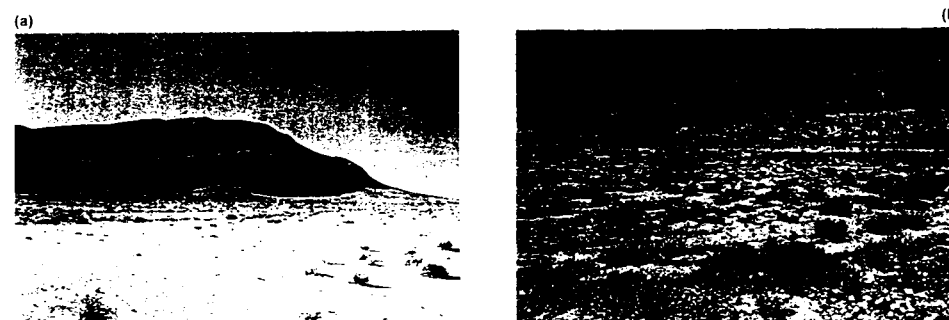



FIGURA 5 Deserto: (a) no verão, em Namaqualand, e (b) flores de primavera em Namaqualand, oeste da África do Sul (© Planet Earth Pictures/J. MacKinnon).

(a)

(b)

FIGURA 6 Floresta pluvial: (a, b) Floresta densa no sudoeste de Uganda (© Images of Africa/David Keith Jones).

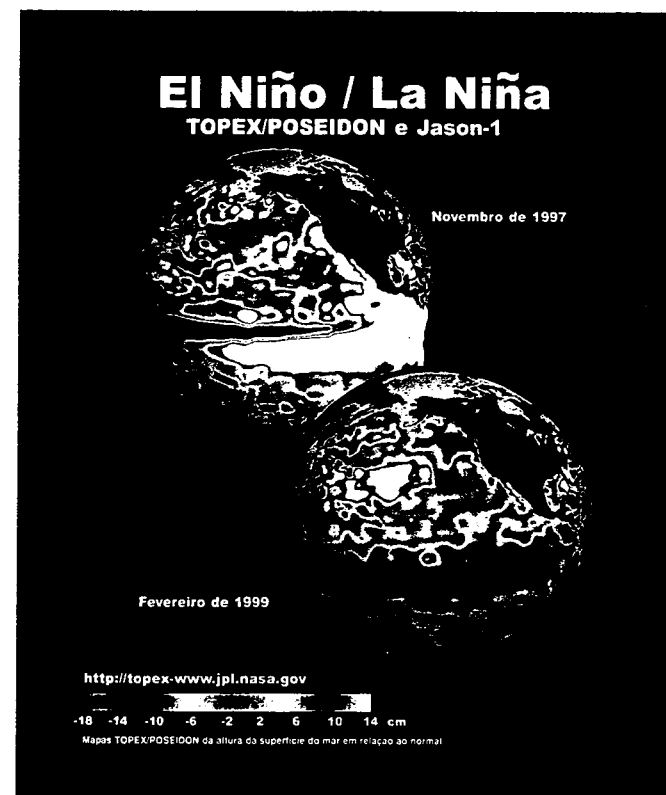



FIGURA 7 Mapas de exemplos de eventos de El Niño (novembro de 1997) e La Niña (fevereiro de 1999), em termos de altura do mar acima de níveis médios. Mares mais quentes são mais altos; por exemplo, uma altura do mar de 15 a 20 cm abaixo da média equivale a uma anomalia de temperatura de aproximadamente 2 a 3°C (Imagem de http://topex-www.jpl.nasa.gov/science/images/el-nino-la-nina.jpg) (ver Figura 2.11, cortesia da NASA JPL-Caltech).

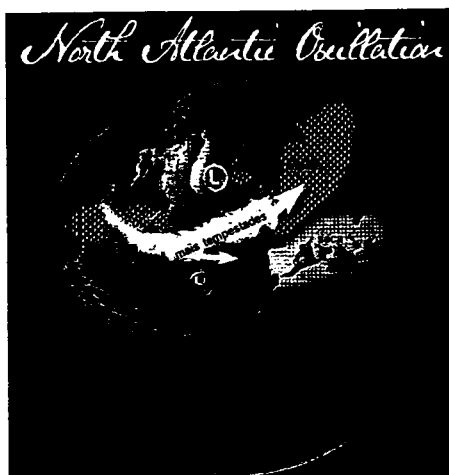
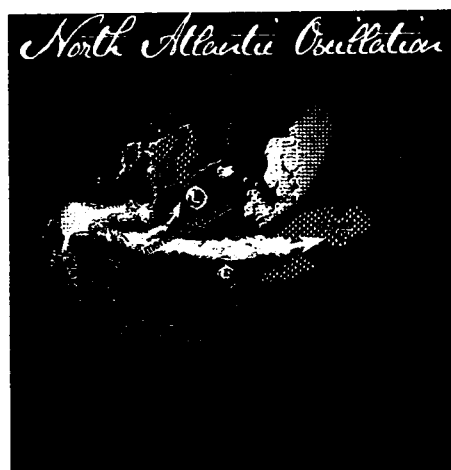



FIGURA 8 Condições típicas de inverno, quando o índice da NAO é positivo ou negativo. São indicadas as condições mais do que habitualmente quentes (vermelho), frias (azul), secas (laranja) ou úmidas (azul-turquesa) (Imagem de http://www.ldeo.columbia.edu/NAO/) (ver Figura 2.11).

(a)

(b)

(c)

(d)

(e)

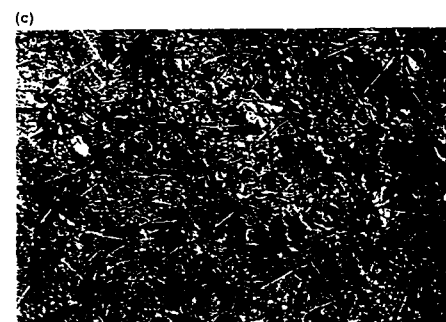
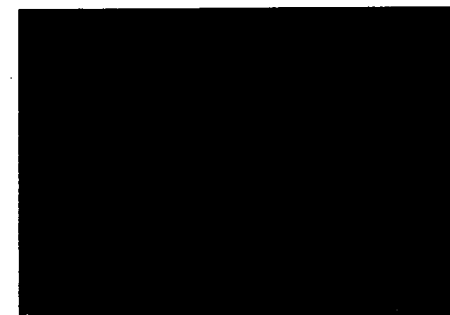
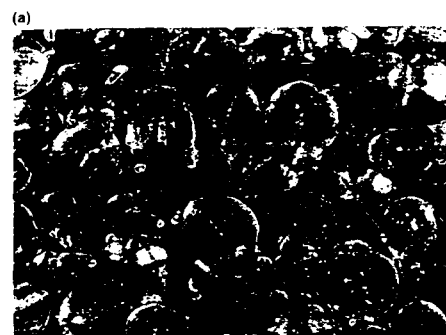
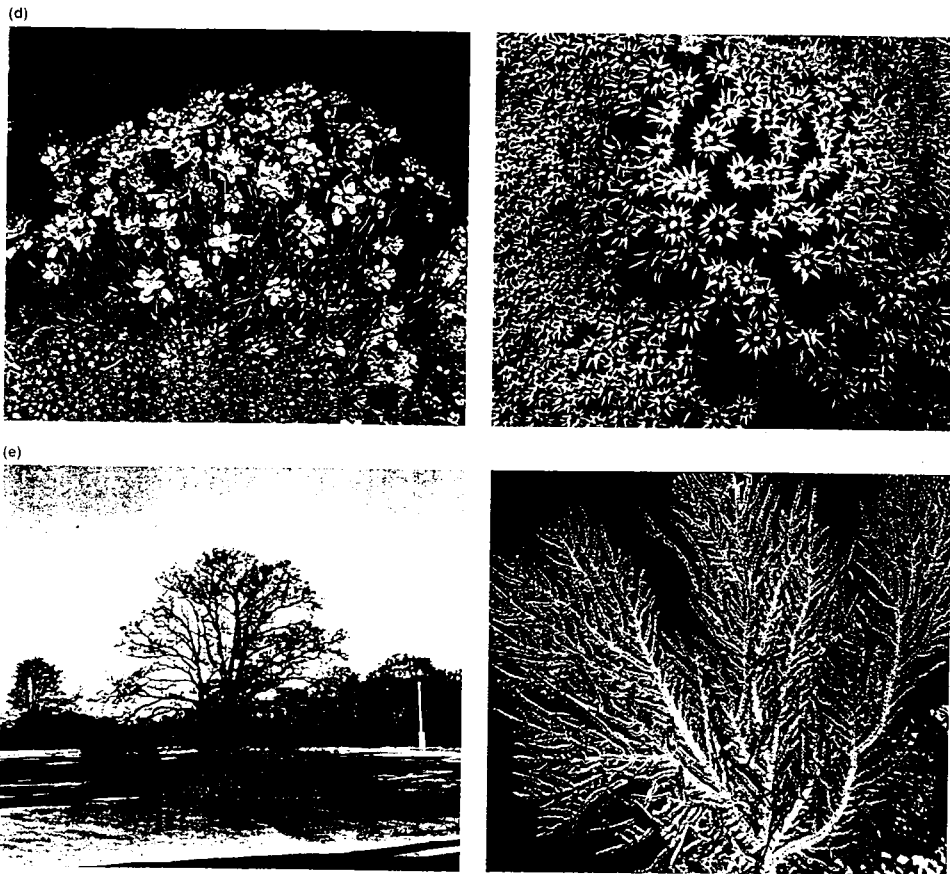



FIGURA 9 Plantas (à esquerda) e animais (à direita) modulares, sendo mostradas as semelhanças morfológicas entre eles. (*página anterior*) (a) Organismos modulares com crescimento em partes: lentilha d'água (*Lemna* sp.) e *Hydra* sp. (b) Organismos livremente ramificados nos quais os módulos estão dispostos como "pêndulos": um ramo vegetativo de uma planta superior (*Lonicera japonica*) com folhas (muitos módulos) e um ramo florífero, e uma colônia de hidróides (*Obelia*) com módulos alimentares e reprodutivos. (c) Organismos estoloníferos cujas colônias se expandem lateralmente e permanecem ligadas pelos "estolões" ou rizomas: indivíduo de moranguinho (*Fragaria*) se expandindo por meio de estolões e uma colônia do hidróide *Tubularia crocea*. (*nesta página*) (d) Colônias de módulos firmemente dispostos: uma moita de *Saxifraga bronchialis* e um segmento do coral *Turbinaria reniformis*. (e) Módulos acumulados em um suporte morto, porém persistente: um carvalho (*Quercus robur*), em que o suporte está constituído de tecidos mortos derivados de outros módulos, e uma gorgônia coralínea, cujo suporte é formado principalmente de tecidos calcificados de módulos anteriormente vivos.
([a] à esquerda, © Visuals Unlimited/John D. Cunningham; à direita, © Visuals Unlimited/Larry Stepanowicz; [b] à esquerda, © Visuals Unlimited; à direita, © Visuals Unlimited/Larry Stepanwicz; [c] à esquerda, © Visuals Unlimited/Science VU; à direita, © Visuals Unlimited/Jhn D. Cunningham; [d] à esquerda, © Visuals Unlimited/Gerald e Buff Corsi; à direita, © Visuals Unlimited/Dave B. Fleetham; [e] à esquerda, © Visuals Unlimited/Silwood Park; à direita, © Visuals Unlimited/Daniel W. Gotshall).

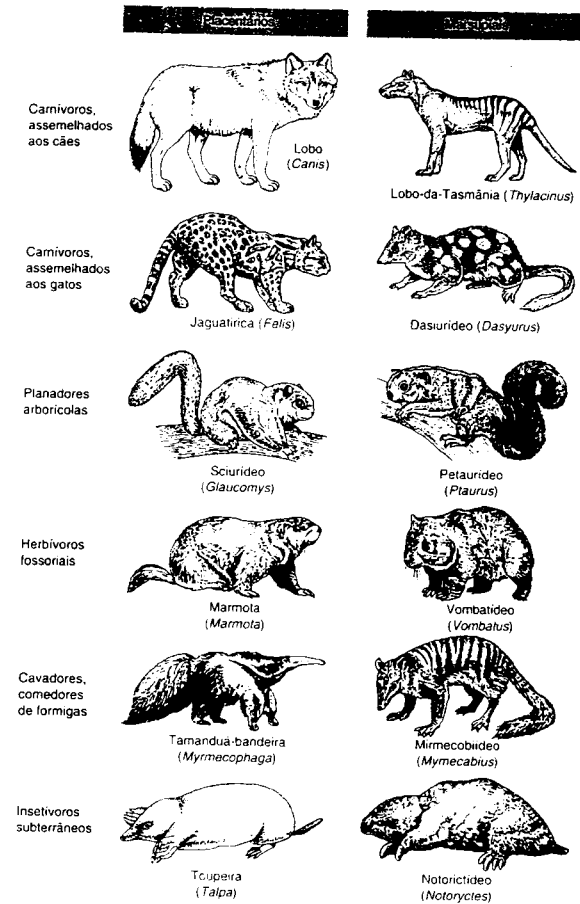



FIGURA 1.16 Evolução paralela de mamíferos marsupiais e placentários. Os pares de espécies são similares tanto em aparência quanto em hábito e, geralmente, em estilo de vida.

tundra "alpina" é encontrada sob condições similares, mas em altitude elevada. O ambiente é caracterizado pela presença do *permafrost* – água permanentemente congelada no solo – enquanto a água líquida está presente apenas por curtos períodos do ano. A flora típica inclui liquens, musgos, ciperáceas e árvores anãs. Os insetos têm atividade sazonal bem-definida, e a fauna nativa de aves e mamíferos é enriquecida no verão por espécies migratórias de latitudes mais quentes. Em áreas mais frias, gramíneas e ciperáceas desaparecem, não permanecendo qualquer planta enraizada no *permafrost*. A vegetação, que consiste basicamente apenas em liquens e musgos, dá lugar, por sua vez, ao deserto polar. O número de espécies de plantas superiores (isto é, excluindo musgos e liquens) decresce do Baixo Ártico (cerca de 600 espécies na América do Norte) para o Alto Ártico (norte de 83°, p. ex., com cerca de 100 espécies na Groenlândia e na Ilha Ellesmere). A flora da Antártica, ao contrário, contém apenas duas espécies nativas de plantas vasculares e alguns liquens e musgos, que sustentam poucos invertebrados pequenos. A produtividade e a diversidade biológicas da Antártica estão concentradas na costa e dependem quase inteiramente de recursos fornecidos pelo mar.

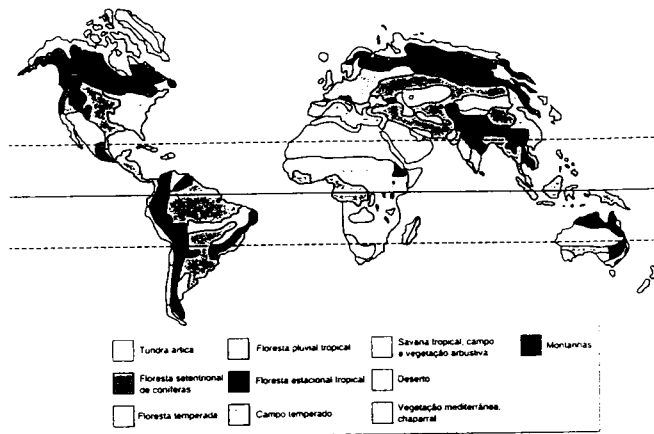



FIGURA 1.17* Distribuição mundial dos maiores biomas de vegetação (segundo Audesirk e Audesirk, 1996).
*N. de R.T. Esta figura exibe generalizações que, em se tratando de biomas brasileiros, merecem algumas especificações:
1. Os "campos temperados" do mapa estendem-se até o Brasil Central, o que é uma imprecisão, pois diferentes fatores geomorfológicos e climáticos condicionam a existência de tipos distintos de campos (estepes), como os da campanha do sudoeste gaúcho e os de altitude nas Regiões Sul e Sudeste do Brasil, por exemplo.
2. A "floresta pluvial tropical" costeira (Floresta Atlântica ou Floresta Ombrófila Densa, conforme denominação oficial brasileira) ocupa uma faixa da Região Nordeste até o Rio Grande do Sul. Este tipo de floresta apresenta muitas diferenças (florísticas e faunísticas, entre outras) ao longo dessa extensa faixa de distribuição, além de ser bastante distinta a Floresta Amazônica (identificada na legenda da figura pela mesma cor e denominação).
3. Na área representada por "savana tropical, campo e vegetação arbustiva" devem ser distinguidos, principalmente, o cerrado (savana, especialmente bem representada no Brasil Central) e a caatinga nordestina.
4. A área de "Floresta estacional tropical" reúne parte da caatinga nordestina e as florestas estacionais tropicais e subtropicais, que são bem distintas sob vários aspectos.

A *taiga* ou floresta setentrional de coníferas (ver Figura 2 do encarte) ocupa um amplo cinturão ao longo da América do Norte e da Eurásia. A água líquida não fica disponível por um grande período do inverno, e as plantas e muitos animais têm uma marcada dormência, durante a qual o metabolismo é bastante lento. Em geral, a flora arbórea é muito limitada. Em áreas com invernos menos rigorosos, pode haver predominância de pinheiros (espécies de *Pinus*, todas perenifólias) e árvores decíduas (*caducifólias*), como o lariço (*Larix*), a bétula (*Betula*) ou o álamos (*Populus*), freqüentemente compondo florestas mistas. Mais para o norte, essas espécies dão lugar a florestas de uma única espécie de espruce (*Picea*), que cobrem áreas imensas. A principal restrição ambiental nas áreas de florestas setentrionais de espruce é a presença do *permafrost*, criando uma seca, exceto quando o sol aquece a superfície. O sistema de raízes do espruce pode desenvolver-se na camada superficial do solo, da qual as árvores extraem a água durante a curta estação de crescimento.

As *florestas temperadas* (ver Figura 3 do encarte) se estendem desde as florestas mistas de coníferas e latifoliadas de grande parte da América do Norte e norte da Europa Central (onde pode haver seis meses de temperaturas de congelamento) até as florestas úmidas de árvores perenifólias latifoliadas, encontradas nos limites de baixas latitudes do bioma – na Flórida e na Nova Zelândia, por exemplo. Na maioria das florestas temperadas, entretanto, existem períodos do ano em que o suprimento de água líquida é pequeno, pois a evaporação potencial supera a soma da precipitação e da água disponível no solo. As árvores decíduas, domina na maioria das florestas temperadas, perdem suas folhas no outono e tornam-se dormentes. No chão da floresta, com freqüência ocorrem diferentes espécies de ervas perenes, em particular aquelas que crescem com rapidez na primavera, antes do desenvolvimento de uma nova folhagem arbórea. As florestas temperadas também proporcionam recursos alimentares para animais que em geral têm ocorrência marcadamente sazonal. Muitas das aves de florestas temperadas são migratórias que retornam na primavera, enquanto no restante do ano se encontram em biomas mais quentes.

O *campo* ocupa as partes mais secas de regiões temperadas e tropicais. Os campos temperados possuem muitos nomes regionais: es-

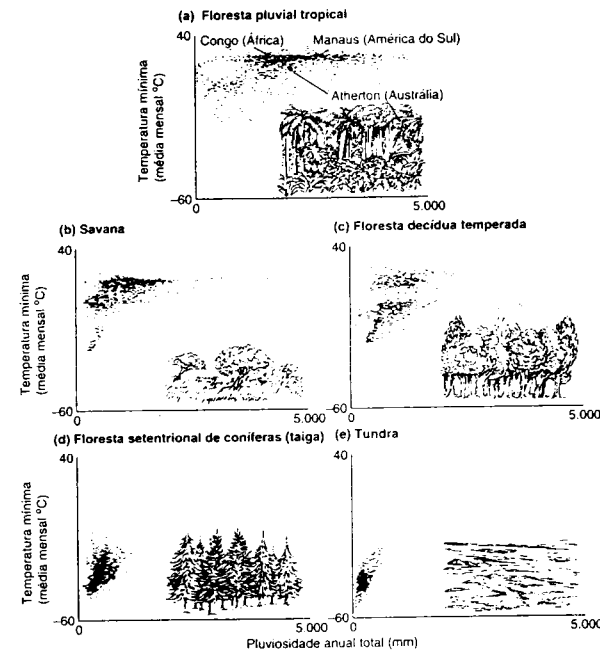



FIGURA 1.18 A variedade de condições experimentadas em ambientes terrestres pode ser descrita em termos de sua pluviosidade anual e média das temperaturas mínimas mensais. Amplitude de condições experimentadas em (a) floresta pluvial tropical, (b) savana, (c) floresta decídua temperada, (d) floresta setentrional de coníferas (taiga) e (e) tundra (segundo Heal *et al.*, 1993, © UNESCO).

tepes, na Ásia; pradarias, na América do Norte; pampas, na América do Sul, e *veldt*, na África do Sul. Campo tropical ou savana (veja Figura 4 do encarte) é o nome empregado à vegetação tropical que varia desde um campo herbáceo até uma matriz campestre com árvores esparsas. Quase todos esses campos temperados e tropicais são submetidos a uma seca periódica, mas o papel do clima na definição da sua vegetação é quase completamente sobrepujado pelos efeitos do pastejo animal, que limitam a presença de espécies apenas àquelas capazes de se recuperar da desfoliação freqüente. Na savana, o fogo é também um perigo comum na estação seca e, da mesma forma que os animais pastejadores, ele inclina o equilíbrio da vegetação em detrimento das árvores e a favor das espécies campestres. Contudo, há tipicamente uma grande ingestão de alimento alternada com escassez, e, como conseqüência, os herbívoros de grande porte padecem de fome extrema (e mortalidade) nos anos mais secos. Uma abundância sazonal de sementes e insetos sustenta populações grandes de aves migratórias, mas poucas espécies podem encontrar recursos suficientes para serem residentes durante o ano inteiro.

Muitos desses campos naturais têm sido substituídos por "campos" cultivados anualmente com trigo, aveia, cevada, centeio e milho. Essas gramíneas anuais de regiões temperadas, juntamente com o arroz nos trópicos, fornecem o alimento básico das populações humanas em todo o mundo. Nos limites mais secos do bioma, muitos dos campos são "manejados" para produção de carne ou leite, algumas vezes impondo ao homem um estilo de vida nômade. As populações naturais de animais pastejadores foram diminuídas em favor de bovinos, ovinos e caprinos. De todos os biomas, esse é o mais cobiçado, usado e transformado pelo homem.

O *chaparral* ou *maqui* ocorre em climas do tipo mediterrâneo (ameno, ventos úmidos e verão seco), na Europa, na Califórnia, no noroeste do México e em algumas áreas pequenas da Austrália, do Chile e da África do Sul. Ele se desenvolve em regiões cuja precipitação é inferior à dos campos temperados e é dominado por plantas lenhosas arbustivas de folhas duras e crescimento lento, resistentes à seca. As plantas anuais são também comuns em regiões de chaparral durante o inverno e começo de primavera, quando as chuvas são mais abundantes. O chaparral está sujeito a queimadas periódicas; muitas plantas produzem sementes que germinam apenas após o fogo, enquanto outras podem rebrotar com

rapidez devido às reservas armazenadas em suas raízes resistentes ao fogo.

deserto

Os *desertos* (ver Figura 5 do encarte) são encontrados em áreas que experimentam extrema escassez de água: a precipitação em geral é menor do que 250 mm por ano, muito imprevisível e consideravelmente menor do que a evaporação potencial. O bioma abrange uma gama muito ampla de temperaturas, desde desertos quentes, como o do Sahara, até muito frios, como o Gobi, na Mongólia. Na sua forma mais extrema, os desertos quentes são demasiado áridos para manter qualquer vegetação; eles são tão desprovidos de vegetação quanto os desertos frios da Antártica. A precipitação em desertos áridos, suficiente para propiciar o crescimento de plantas, apresenta sempre ocorrência imprevisível. A vegetação de deserto enquadra-se em dois padrões de comportamento nitidamente contrastantes. Muitas espécies têm um estilo de vida oportunista e são estimuladas à germinação pelas chuvas imprevisíveis. Elas crescem rapidamente e completam sua história de vida começando a produzir novas sementes depois de poucas semanas. Essas são as espécies que podem ocasionalmente fazer um deserto florir. Um padrão diferente de comportamento de plantas de desertos áridos é ser perene com processos fisiológicos lentos. Os cactos e outras suculentas, além de espécies arbustivas de pequeno porte com folhas pequenas, espessas e freqüentemente pilosas, podem fechar seus estômatos (aberturas por onde ocorrem as trocas gasosas) e tolerar longos períodos de inatividade fisiológica. A relativa pobreza de vida animal nos desertos áridos reflete a produtividade baixa da vegetação e a indigestibilidade de grande parte dela.

floresta pluvial tropical

A *floresta pluvial tropical* (ver Figura 6 do encarte) é o bioma mais produtivo da Terra – um resultado da coincidência da alta radiação solar recebida durante o ano com as chuvas regulares e abundantes. A produtividade é esmagadoramente mais alta no denso dossel florestal de folhagem perene. A floresta pluvial tropical é escura no nível do solo, exceto onde as árvores caem e provocam clareiras. Com freqüência, muitas espécies arbóreas permanecem ano após ano em estágios de plântulas e juvenis e crescem somente quando se forma uma clareira no dossel acima delas. Além das árvores, a vegetação é amplamente composta de tipos morfológicos que alcançam o dossel de maneira vicariante; elas tanto ascendem e depois se misturam às copas das árvores (trepadeiras e lianas, incluindo muitas espécies de figueiras) quanto crescem como epífitas, enraizadas nos ramos úmidos superiores. Na floresta pluvial tropical, a maior parte das espécies, tanto de animais como de plantas, é ativa durante o ano, embora as plantas possam florescer e amadurecer os frutos em seqüência. Essas florestas possuem uma riqueza em espécies muito grande, e as comunidades raramente ou nunca se tornam dominadas por uma ou poucas espécies. A diversidade de árvores nas florestas pluviais proporciona uma correspondente diversidade de recursos para herbívoros e demais componentes da cadeia alimentar. Erwin (1982) estimou que existem 18.000 espécies de besouros em 1 ha de floresta pluvial panamenha (comparadas com apenas 24.000 em toda a extensão dos Estados Unidos e do Canadá).

biomas aquáticos

Todos esses biomas são terrestres. Os ecólogos de ambientes aquáticos poderiam também sugerir um conjunto de biomas, embora a tradição seja, em geral a dos biomas terrestres. Poderíamos distinguir nascentes, rios, açudes, lagos, estuários, zonas costeiras, recifes de coral e oceanos profundos, entre outros tipos característicos de comunidades aquáticas. Para os propósitos deste livro, reconhecemos apenas dois biomas aquáticos: o *marinho* e o de *água doce*. Os oceanos cobrem cerca de 71% da superfície terrestre e alcançam profundidades superiores a 10 mil metros. Eles abrangem desde regiões onde a precipitação excede a evaporação até regiões onde acontece o oposto. Existem movimentos massivos dentro desse corpo de água que evitam o desenvolvimento de grandes diferenças nas concentrações de sal (a concentração média é por volta de 3%). Dois fatores principais influenciam a atividade biológica dos oceanos. A radiação fotossinteticamente ativa é absorvida à medida que penetra na água, de modo que a fotossíntese fica restrita à região superficial. Os nutrientes minerais, em especial nitrogênio e fósforo, apresentam-se em geral tão diluídos que limitam o desenvolvimento potencial da biomassa. As águas pouco profundas (p. ex., regiões costeiras e estuários) tendem a ter atividade biológica alta, porque recebem aporte mineral do continente e a perda de radiação incidente é menor do que se atravessasse águas mais profundas. Uma atividade biológica intensa também ocorre onde as águas ricas em nutrientes, provenientes das profundezas oceânicas, chegam à superfície; isso é responsável pela concentração de muitos dos estoques pesqueiros nas águas do Ártico e da Antártica.

Os biomas de água doce ocorrem em especial no curso da drenagem do continente para o mar. A composição química da água varia muito, dependendo da sua origem, da sua taxa de fluxo e dos aportes de matéria orgânica procedentes da vegetação que vive dentro ou no entorno do ambiente aquático. Nas bacias de captação de água com taxa de evaporação alta, pode ser produzida uma acumulação de sais a partir da lixiviação terrestre, sendo possível que as concentrações superem amplamente às dos oceanos; podem ser formados lagos salgados ou mesmo salinas, nas quais a vida é muito restrita. Mesmo em zonas aquáticas, a água líquida pode estar indisponível, como é o caso das regiões polares.

A comparação entre biomas permite apenas um reconhecimento aproximado dos tipos de diferenças e semelhanças que ocorrem entre comunidades de organismos. Dentro dos biomas, existem padrões de variação, tanto em pequena quanto em grande escala, na estrutura de comunidades e nos organismos que as habitam. Além disso, como se verá a seguir, o que caracteriza um bioma não é necessariamente a espécie particular que lá vive.

1.5.2 Os "espectros de formas de vida" das comunidades

Já ressaltamos a importância crucial do isolamento geográfico em possibilitar que as populações se distingam por seleção. A distribuição geográfica de espécies, de gêneros, de famílias e mesmo de categorias taxonômicas superiores de vegetais e animais com freqüência refletem essa divergência geográfica. Todas as espécies de lêmures, por exemplo, são encontradas somente na ilha de Madagascar. De modo semelhante, 230 espécies do gênero *Eucalyptus* (eucalipto) ocorrem naturalmente na Austrália (e duas ou três na Indonésia e Malásia). Os lêmures e os eucaliptos ocorrem nesses locais porque lá eles evoluíram, e não porque esses são os únicos lugares onde eles poderiam sobreviver e prosperar. Na verdade, muitas espécies de *Eucalyptus* cresceram com grande sucesso e se propagaram rapidamente quando foram introduzidas na Califórnia ou no Quênia. Um mapa da distribuição natural de lêmures no mundo nos diz muito sobre a história evolutiva desse grupo. Porém, quanto ao relacionamento do grupo com um bioma, o máximo que se pode dizer é que os lêmures são um dos constituintes do bioma floresta pluvial tropical em Madagascar.

De modo similar, alguns biomas na Austrália incluem certos mamíferos marsupiais, e os *mesmos* biomas em outras partes do mundo são hábitats para os equivalentes placentários de tais mamíferos. Um mapa de biomas, então, com freqüência, não representa um mapa de distribuições de espécies. Em vez disso, reconhecemos diferentes biomas e diferentes tipos de comunidades aquáticas pelos *tipos* de organismos que neles vivem. Como podemos descrever suas semelhanças de modo que possamos classificá-los, compará-los e mapeá-los? Ao dedicar-se a essa questão, o biogeógrafo dinamarquês Raunkiaer desenvolveu, em 1934, sua idéia sobre "formas de vida", um profundo discernimento no significado ecológico das formas vegetais (Figura 1.19). Ele usou, então, o espectro de formas de vida presentes em diferentes tipos de vegetação como um meio de descrever seu caráter ecológico.

classificação de Raunkiaer

As plantas crescem pelo desenvolvimento de novos ramos, a partir das gemas que se localizam nas extremidades de caules e nas axilas das folhas. Dentro das gemas, as células meristemáticas são a parte mais sensível de todo o caule – o "calcanhar-de-Aquiles" das plantas. Raunkiaer sustentou que as maneiras como essas gemas são protegidas em diferentes plantas são poderosos indicadores dos riscos presentes em seus ambientes e podem ser usadas para definir as diversas formas vegetais (Figura 1.19). Assim, as árvores apresentam suas gemas nas partes altas, totalmente expostas ao vento, ao frio e à seca; Raunkiaer denominou-as *fanerófitas* (do greco, *phanero*, "visível"; *phyte*, "planta"). Muitas ervas perenes, ao contrário, formam almofadas ou moitas nas quais as gemas nascem acima do nível do solo, mas são protegidas da seca e do frio na densa massa de folhas e ramos velhos (*caméfitas*: "plantas sobre o nível do solo"). As gemas são mais bem-protegidas quando formadas na superfície do solo (*hemicriptófitas*: "plantas semi-ocultas") ou em órgãos de armazenamento dormentes e enterrados (bulbos, tubérculos e rizomas – *criptófitas*: "plantas ocultas" ou *geófitas*: "plantas de subsolo"). Isso permite que as plantas tenham um crescimento rápido e floresçam antes de voltarem a um estado de dormência. Por fim, uma importante categoria que consiste em plantas anuais que dependem de sementes dormentes para manterem suas populações através de estações secas e frias (*terófitas*: "plantas de verão"). As terófitas são plantas de desertos (elas perfazem um total de cerca de 50% da flora do Vale da Morte), dunas de areia e hábitats repetidamente perturbados. Elas incluem também ervas anuais, que colonizam terras aráveis, jardins e terrenos urbanos abandonados.

Todavia, é bem provável que não haja vegetação que consista inteiramente em uma única forma de crescimento. Toda vegetação contém uma mistura, um espectro, das formas de vida de Raunkiaer. A composição do espectro em qualquer hábitat em particular permite aos ecólogos realizar uma descrição resumida de sua vegetação. Raunkiaer comparou tais espectros com um "espectro global" obtido por amostragem a partir de um compêndio de todas as espécies conhecidas em sua época (o *Index Kewensis*), distorcido pelo fato de que os trópicos eram, e ainda continuam, relativamente inexplorados. Assim, por exemplo, reconhecemos uma vegetação do tipo chaparral quando a vemos no Chile, na Austrália, na Califórnia ou em Creta, porque os espectros de formas de vida são similares. As taxonomias detalhadas de suas floras e faunas poderiam apenas enfatizar o quanto elas são diferentes.

As faunas são consideradas estreitamente vinculadas às floras, o que se constata, ao menos, na maioria dos herbívoros com relação à sua dieta. Os carnívoros terrestres distribuem-se de forma muito mais ampla do que suas presas herbívoras, mas a distribuição de herbívoros ainda confere aos carnívoros uma ampla fidelidade em relação à vegetação. Os botânicos tendem a se empenhar mais na classificação de floras do que os zoólogos em classificar faunas, mas uma tentativa interessante de classificar faunas comparou os mamíferos de florestas na Malásia, no Panamá, na Austrália e no Zaire (Andrews *et al.*, 1979). Eles foram classificados em carnívoros, herbívoros, insetívoros e onívoros; tais categorias foram subdivididas em animais aéreos (principalmente morcegos e raposas-voadoras), arborícolas (habitantes de árvores), trepadores e pequenos mamíferos de solo (Figura 1.20). A comparação revela alguns contrastes e semelhanças fortes. Por exemplo, os espectros de diversidade ecológica para as florestas australianas e malaias foram muito similares, apesar de suas faunas serem taxonomicamente distintas – os mamíferos australianos são marsupiais, e os da Malásia são placentários.

1.6 A diversidade dos ajustes dentro das comunidades

Embora um tipo particular de organismos seja característico de uma situação ecológica peculiar, é bem provável que

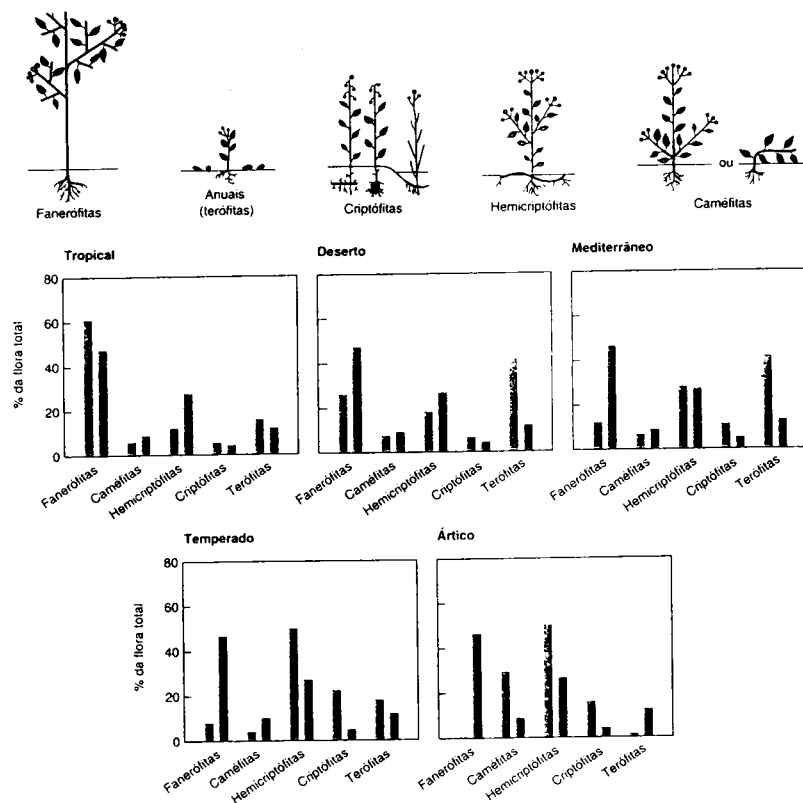



FIGURA 1.19 Os desenhos na parte superior da figura representam a variedade de formas vegetais distinguidas por Raunkiaer, com base na localização de suas gemas (mostradas em negrito). Abaixo, estão os espectros de formas de vida para cinco biomas diferentes. As barras coloridas mostram a porcentagem da flora total que é composta de espécies com cada uma das cinco formas de vida diferentes. As barras em cinza representam as proporções das várias formas de vida na flora mundial, para comparação (de Crawley, 1986).

ele seja apenas uma parte de uma comunidade diversificada de espécies. Por isso, uma análise satisfatória deve mais do que identificar as semelhanças que permitem aos organismos viver no mesmo ambiente – é preciso também tentar explicar por que espécies que vivem no mesmo ambiente apresentam, muitas vezes, tantas diferenças. Até certo ponto, essa "explanação" de diversidade é um exercício trivial. Não chega a surpreender que uma planta utilizando luz solar, um fungo vivendo sobre a planta, um herbívoro predando a planta e um verme parasito vivendo em um herbívoro coexistam na mesma comunidade. Por outro lado, a maioria das comunidades também contém uma variedade de espécies diferentes, todas estruturadas e vivendo (ao menos superficialmente) de maneira bastante semelhante. Existem vários elementos em uma explanação para essa diversidade.

1.6.1 Os ambientes são heterogêneos

Na natureza, não existem ambientes homogêneos. Mesmo uma cultura de microrganismos homogeneizada por agitação contínua é heterogênea, porque ela tem um limite – as paredes do recipiente da cultura –, e os microrganismos com freqüência

se subdividem em duas formas: uma que fica aderida às paredes e outra que permanece livre no meio de cultura.

O grau de heterogeneidade de um ambiente depende da escala do organismo que o percebe. Para uma semente de mostarda, um grão de solo é uma montanha; para uma lagarta, uma folha pode representar a dieta da vida inteira. A germinação de uma semente à sombra de uma folha pode ser inibida, e uma semente que se encontra fora da influência da sombra poderá germinar livremente. Ao observador humano, o que aparece como um ambiente homogêneo, para um organismo dentro dele pode ser um mosaico do intolerável e do adequado.

Pode também tratar-se de gradientes no espaço (p. ex., altitude) ou no tempo. Este último pode ser rítmico (como os ciclos diários e sazonais), direcional (como a acumulação de um poluente em um lago) ou errático (como queimadas, tempestades de granizo e tufões).

A heterogeneidade manifesta-se repetidas vezes nos capítulos subseqüentes – em parte pelos desafios que ela impõe aos organismos em movimento de mancha para mancha (Capítulo 6), em parte por causa da variedade de oportunidades que ela proporciona para diferentes espécies (Capítulos 8 e 19) e em parte porque ela pode alterar comunidades pela interrupção do que seria uma marcha constante para um estado de equilíbrio (Capítulos 10 e 19).

1.6.2 Pares de espécies

Conforme já observamos, a existência de um tipo de organismo em uma área imediatamente a diversifica para outros organismos. Ao longo de sua vida, um organismo pode aumentar a diversidade do seu ambiente, contribuindo com excrementos, urina, folhas mortas e, por fim, com seu corpo morto. Durante sua vida, seu corpo pode servir como um local em que outras espécies encontram seus hábitats. Na verdade, alguns dos ajustes mais fortemente estabelecidos entre organismos e seu ambiente são aqueles em que uma espécie desenvolveu uma dependência em relação à outra. Isso é o que acontece em muitas relações entre consumidores e seus alimentos. As síndromes de forma, de comportamento e de metabolismo, em conjunto, restringem o animal dentro do seu estreito nicho alimentar e negam a ele acesso ao que podem parecer alimentos alternativos apropriados. Alguns ajustes estreitos semelhantes são características das relações entre parasitos e seus hospedeiros. As diferentes interações em que uma espécie é consumida por outra são temas dos Capítulos 9 a 12.

Quando duas espécies desenvolveram uma dependência mútua, o ajuste pode ser ainda mais estreito. No Capítulo 13, examinaremos tais "mutualismos" de forma detalhada. A associação de bactérias fixadoras de nitrogênio com raízes de leguminosas e as relações, muitas vezes extremamente preci-

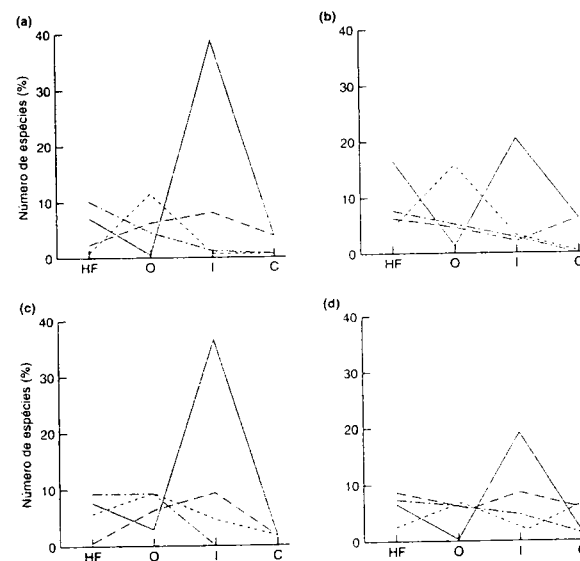



FIGURA 1.20 Porcentagens de mamíferos florestais em diferentes categorias de hábitats quanto à locomoção e ao forrageio, em comunidades: (a) na Malásia, todas as áreas com florestas (161 espécies), (b) em floresta seca do Panamá (70 espécies), (c) na Austrália, floresta do Cabo York (50 espécies) e (d) no Zaire, floresta Irangi (96 espécies). C = carnívoros; HF = herbívoros e frugívoros; I = insetívoros; O = onívoros; (___) = aéreos; (.......) = arbóreos; (———) = trepadores; (–·–·–) = pequenos mamíferos de solo (de Andrews *et al.*, 1979).

sas, entre insetos polinizadores e suas flores, são dois bons exemplos de mutualismo.

A evolução para uma tolerância definitiva pode ser produzida quando uma população foi exposta a variações dos fatores físicos do ambiente, como, por exemplo, uma estação de crescimento curta ou um risco grande de geada ou seca. O fator físico em si não pode mudar ou se desenvolver como resultado da evolução dos organismos. Ao contrário, quando membros de duas espécies interagem, a mudança em cada uma delas produz alterações na vida da outra, e ambas podem gerar forças seletivas que dirigem a evolução da outra espécie. Em um processo coevolutivo como esse, a interação entre duas espécies pode mostrar uma escalada contínua. O que observamos, então, na natureza, são pares de espécies que se impulsionaram mutuamente para vias de especialização sempre mais estreitas – um ajuste cada vez mais íntimo.

1.6.3 Coexistência de espécies similares

Assim como não é surpresa que espécies com funções bem distintas coexistam dentro da mesma comunidade, as comunidades também mantêm, em geral, uma diversidade de espécies desempenhando funções aparentemente similares. As focas da Antártica são um exemplo. Acredita-se que as focas ancestrais evoluíram no hemisfério norte, onde estão presentes como fósseis do Mioceno, mas um grupo de focas se deslocou para águas mais quentes do sul e provavelmente colonizou a Antártica no final do Mioceno ou começo do Plioceno (há cerca de cinco milhões de anos). Quando elas chegaram à Antártica, o Oceano Austral possivelmente era rico em alimento e não possuía os predadores principais, da mesma forma que acontece hoje. É provável que nesse ambiente o grupo tenha experimentado uma radiação evolutiva (Figura 1.21). Por exemplo, a foca Weddell se alimenta em especial de peixe e tem dentição não-especializada; a foca caranguejeira alimenta-se quase exclusivamente de *krill* e seus dentes são apropriados para esses crustáceos da água do mar; a foca Ross tem dentes pequenos e afiados e alimenta-se principalmente de calamar pelágico; a foca leopardo tem dentes grandes, pontiagudos e apreensores e alimenta-se de uma ampla variedade de recursos, incluindo outras focas e, em algumas estações, pingüins.

Essas espécies competem entre si? Espécies competidoras precisam ser diferentes, se elas coexistem? Em caso afirmativo, quão diferentes elas precisam ser: existe algum limite para sua similaridade? Espécies como as focas interagem com uma outra, atualmente, ou a evolução no passado levou à ausência de tais interações em comunidades contemporâneas? No Capítulo 8, voltaremos a essas questões sobre espécies similares coexistentes.

Podemos acrescentar, contudo, que espécies coexistentes, mesmo quando parecem ser muito similares, em geral diferem de maneira sutil – não só em sua morfologia ou fisiologia, mas também em suas respostas ao seu ambiente e na função que desempenham na comunidade da qual fazem parte. Diz-se que os "nichos ecológicos" de tais espécies são diferenciados uns dos outros. O conceito de nicho ecológico é explicado nos próximos dois capítulos.

FIGURA 1.21 Focas da Antártica, espécies similares que coexistem: (a) Foca Weddell (*Leptonychotes weddellii*) (de Imageshop – zefa visual media uk ltd/Alamy), (b) Foca caranguejeira (*Lobodon carcinophagus*) (de Bryan & Cherry Alexander Photography/Alamy), (c) Foca Ross, (*Omatophoca rossii*) (de Chris Sattlberger/Science Photo Library) e (d) Foca leopardo (*Hydrurga leptonyx*) (de Kevin Schafer/Alamy).

Resumo

"Em biologia, nada tem sentido, exceto à luz da evolução". Procuramos, neste capítulo, ilustrar os processos pelos quais as propriedades de tipos diferentes de espécies tornam possível sua vida em ambientes peculiares.

Explicamos o significado da adaptação evolutiva e da teoria da evolução por seleção natural, uma teoria ecológica primeiramente elaborada por Charles Darwin, em 1859. Por meio da seleção natural, os organismos se ajustam aos seus ambientes por serem "os mais aptos entre os disponíveis", ou "os mais aptos até o momento": eles não são "os melhores imagináveis".

A variação adaptativa intra-específica pode ocorrer em uma amplitude de níveis: todos representam um equilíbrio entre adaptação local e hibridação. Os ecótipos são variantes geneticamente determinadas entre populações dentro de uma espécie que refletem ajustes locais entre os organismos e seus ambientes. Polimorfismo genético é a ocorrência simultânea, no mesmo hábitat, de duas ou mais formas distintas. Exemplos dramáticos de especialização local têm sido acionados por forças ecológicas provocadas pelo homem, em especial aquelas referentes à poluição ambiental.

Descrevemos os processos de especiação, pelos quais duas ou mais espécies novas são formadas a partir de uma espécie original, assim como o que se entende por uma "espécie", em particular uma espécie biológica. As ilhas proporcionam, de maneira incontestável, o ambiente mais favorável para a divergência de populações em espécies distintas.

As espécies vivem em determinado local por razões que, muitas vezes, são acidentes da história. Tal situação foi ilustrada por meio do exame de padrões insulares, dos movimentos de massas terrestres no tempo geológico, das mudanças climáticas – em especial durante os períodos glaciais do Pleistoceno (e comparamos isso com mudanças previstas como conseqüência do aquecimento global em curso) – e dos conceitos de evoluções convergente e paralela.

Os diversos biomas terrestres são revistos e seus equivalentes aquáticos abordados brevemente. O conceito de Raunkiaer sobre espectros de formas de vida, em especial, destaca que comunidades ecológicas podem ser fundamentalmente semelhantes, mesmo quando taxonomicamente bem distintas.

Todas as comunidades compreendem uma diversidade de espécies: uma diversidade de ajustes ao ambiente local. Contribuem para isso a heterogeneidade ambiental, as interações entre predadores e presas, parasitos e hospedeiros e mutualistas, além da coexistência de espécies similares.

Capítulo 2
Condições

2.1 Introdução

Para compreender a distribuição e a abundância de uma espécie, devemos conhecer sua história (Capítulo 1), os recursos de que necessita (Capítulo 3), as taxas individuais de natalidade, de mortalidade e de migração (Capítulos 4 e 6), as suas interações intra e interespecíficas (Capítulos 5 e 8 a 13) e os efeitos das condições ambientais. Este capítulo trata dos limites impostos aos organismos pelas condições ambientais.

as condições podem ser alteradas, mas não consumidas

Uma condição é um fator ambiental abiótico que influencia no funcionamento de organismos vivos. Os exemplos incluem a temperatura, a umidade relativa, o pH, a salinidade e a concentração de poluentes. A temperatura, a umidade e o pH do solo, por exemplo, podem ser alterados sob o dossel de uma floresta. Porém, ao contrário dos recursos, as condições não são consumidas ou esgotadas pelos organismos.

Para algumas condições, podemos estabelecer uma concentração ou nível ótimo, em que um organismo exibe um desempenho máximo, com sua atividade diminuindo nos níveis mais baixos e mais altos (Figura 2.1a). Todavia, devemos definir o que consideramos "melhor desempenho". Do ponto de vista evolutivo, condições "ótimas" são aquelas sob as quais os indivíduos deixam mais descendentes (são os mais aptos), mas, na prática, muitas vezes é impossível determiná-las, porque as medições da eficácia biológica deveriam ser feitas por várias gerações. Em vez disso, com freqüência medimos o efeito das condições sobre algumas propriedades-chave, como a atividade de uma enzima, a taxa de respiração de um tecido, a taxa de crescimento de indivíduos ou a sua taxa de reprodução. No entanto, o efeito da variação das condições sobre essas diferentes propriedades muitas vezes não será o mesmo; os organismos geralmente podem sobreviver em uma gama mais ampla de condições do que lhes é permitido para crescer ou se reproduzir (Figura 2.1a).

A forma exata da curva de resposta de uma espécie varia de condição para condição. A forma generalizada de resposta, mostrada na Figura 2.1a, é apropriada para condições como temperatura e pH, para as quais existe um *continuum* de um nível adverso ou letal (p. ex., congelamento ou condições muito ácidas), passando por níveis favoráveis da condição até chegar

FIGURA 2.1 Curvas ilustrando os efeitos de uma série de condições ambientais sobre a sobrevivência (S), o crescimento (C) e a reprodução (R) do indivíduo. (a) As condições extremas são letais; as condições menos extremas impedem o crescimento; apenas as condições ótimas possibilitam a reprodução. (b) A condição é letal apenas em intensidades altas; ainda se aplica a seqüência reprodução-crescimento-sobrevivência. (c) Semelhante a (b), mas, do mesmo modo que um recurso, os organismos necessitam da condição em concentrações baixas.

novamente a um nível adverso ou letal no outro extremo (dano por calor ou alcalinidade excessiva). Todavia, existem muitas condições ambientais para as quais a Figura 2.1b é uma curva de resposta mais apropriada – por exemplo, a maioria das toxinas, emissões radioativas e poluentes químicos, em que uma baixa intensidade ou concentração da condição não tem um efeito detectável, enquanto um incremento começa a causar danos e um incremento ainda maior pode ser letal. Existe também uma forma diferente de resposta às condições que são tóxicas em níveis altos, mas essenciais para o crescimento em níveis baixos (Figura 2.1c). Essa é a situação para o cloreto de sódio – um recurso essencial para animais, mas letal em concentrações altas – e para muitos elementos que são micronutrientes essenciais ao crescimento de plantas e animais (p. ex., cobre, zinco e manganês), mas que podem tornar-se letais em concentrações mais altas, às vezes causadas por poluição industrial.

Neste capítulo, consideraremos as respostas à temperatura muito mais detalhadamente do que outras condições, pois ela é a condição mais importante para as vidas dos organismos, e muitas das generalizações que fazemos são relevantes para as outras condições. Antes de retornar à temperatura, consideraremos também uma gama de outras condições – em especial os poluentes –, devido aos seus efeitos sobre o aquecimento global. Iniciaremos, todavia, explicando a estrutura dentro da qual cada uma dessas condições deve ser compreendida: o nicho ecológico.

2.2. Nichos ecológicos

A expressão *nicho ecológico* freqüentemente é malcompreendida e mal-empregada. Ela é muitas vezes usada de maneira imprecisa para descrever o tipo de lugar onde um organismo vive, como na frase: "As florestas são os nichos dos pica-paus". Entretanto, estritamente falando, onde o organismo vive é o seu *hábitat*. Um nicho não é um local, mas uma idéia: um resumo das tolerâncias e necessidades de um organismo. O hábitat de um organismo intestinal seria o canal alimentar de um animal; o hábitat de um afídeo poderia ser um jardim; o hábitat de um peixe poderia ser um lago inteiro. Cada hábitat, no entanto, proporciona muitos nichos diferentes: muitos outros organismos também vivem no intestino, no jardim ou no lago – e com estilos de vida completamente diferentes. A palavra *nicho* começou a ganhar sua conotação científica atual quando Charles Elton escreveu, em 1933, que o nicho de um organismo é o seu modo de vida "no sentido que falamos de ocupações ou empregos ou profissões em uma sociedade humana". O nicho de um organismo começou a ser usado para descrever como, em vez de onde, um organismo vive.

dimensões do nicho

O conceito moderno de nicho foi proposto por Evelyn Hutchinson em 1957 e se refere às maneiras pelas quais a tolerância e a necessidade interagem na definição de condições (Capítulo 2) e recursos (Capítulo 3) necessários a um indivíduo ou uma espécie, a fim de cumprir seu modo de vida. A temperatura, por exemplo, limita o crescimento e a reprodução de todos os organismos, mas organismos distintos toleram faixas diferentes de temperatura. Essa faixa é uma *dimensão* de um nicho ecológico do organismo. A Figura 2.2a mostra como espécies de plantas variam nessa dimensão do seu nicho: como elas variam na faixa de temperaturas em que podem sobreviver. Porém, existem muitas dimensões do nicho de uma espécie – sua tolerância a várias outras condições (umidade relativa, pH, velocidade do vento, fluxo da água, etc.) e sua necessidade de recursos variados. Evidentemente, o nicho real de uma espécie deve ser *multi*dimensional.

o hipervolume n-dimensional

É fácil visualizar os estágios iniciais de construção de um nicho multidimensional. A Figura 2.2b ilustra o modo pelo qual duas dimensões de um nicho (temperatura e salinidade) juntas definem uma área, que é parte do nicho de um camarão-da-areia. Três dimensões, como temperatura, pH e disponibilidade de um determinado alimento, podem definir um nicho com um volume (Figura 2.2c). Na realidade, considera-se um nicho como um *hipervolume n-dimensional*, em que *n* é o número de dimensões que o constituem. É difícil imaginar (e impossível delinear) um diagrama de um nicho mais realista. Contudo, a versão tridimensinal simplificada capta a idéia do nicho ecológico de uma espécie. Ela é definida pelos limites onde pode viver, crescer e se reproduzir, ficando claro que o nicho é um conceito, em vez de um local. Esse conceito tornou-se um dos pilares do pensamento ecológico.

Desde que um local seja caracterizado por condições dentro de limites aceitáveis e, além disso, contenha todos os recursos necessários a uma espécie, esta pode potencialmente nele ocorrer e persistir. De qualquer modo, para que isso aconteça, devem ser considerados dois outros fatores. Primeiro, a espécie deve ser capaz de chegar ao local, e isso depende do seu poder de colonização e da distância desse local. Segundo, sua ocorrência pode ser impossibilitada pela ação de indivíduos de outras espécies que competem com ela ou são seus predadores.

nichos fundamental e efetivo

Em geral, uma espécie tem um nicho ecológico mais amplo na ausência de competidores e predadores do que na presença deles. Em outras palavras, a espécie pode manter uma população viável sob certas combinações de condições e recursos, desde que estas não sejam afetadas por inimigos de maneira adversa. Isso levou Hutchinson a fazer a distinção entre nichos *fundamental* e *efetivo*. O primeiro descreve as potencialidades totais de uma espécie; o segundo, o espectro mais limitado de condições e recursos que permitem permanência da espécie, mesmo na presença de competidores e predadores. Nichos fundamental e efetivo receberão mais atenção no Capítulo 8, quando examinarmos a competição interespecífica.

O restante deste capítulo trata de algumas dimensões das condições mais importantes dos nichos, começando com a

FIGURA 2.2 (a) Nicho de uma dimensão. Faixa de temperatura na qual diversas espécies vegetais dos Alpes Europeus podem atingir a fotossíntese líquida com baixas intensidades de radiação (70 W m^{-2}) (de Pisek *et al.*, 1973). (b) Nicho em duas dimensões para o camarão-da-areia (*Crangon septemspinosa*), mostrando o destino de fêmeas portando ovos em água aerada, em uma faixa de temperaturas e salinidades (de Haefner, 1970). (c) Nicho diagramático em três dimensões para um organismo aquático, mostrando um volume definido pela temperatura, pelo pH e pela disponibilidade de alimento.

temperatura; o capítulo seguinte examina os recursos, que adicionam outras dimensões deles próprios.

2.3 Respostas dos indivíduos à temperatura

2.3.1 O que queremos dizer com "extremo"?

Parece muito natural descrever certas condições ambientais como "extremas", "severas", "propícias" ou "estressantes". Pode parecer óbvio quando as condições são "extremas": o calor do meio-dia de um deserto, o frio do inverno antártico, a concentração de sal do Great Salt Lake. Porém, isso significa apenas que essas condições são extremas *para nós*, dadas as nossas particulares características e tolerâncias fisiológicas. Para os cactos, não há nada extremo quanto às condições desérticas em que eles evoluíram; nem os redutos gelados da Antártica constituem um ambiente extremo para os pingüins (Wharton, 2002). É também fácil e perigoso para o ecólogo admitir que todos os outros organismos sentem o ambiente da mesma maneira que os seres humanos. Sem dúvida, esse profissional deveria tentar ver o ambiente com "olho de verme" ou "olho de planta": enxergar o mundo como os outros o enxergam. As palavras emotivas, como severo ou propício, e mesmo as relativas, como quente e frio, deveriam ser usadas com muita cautela pelos ecologistas.

2.3.2 Metabolismo, crescimento, desenvolvimento e tamanho

Os indivíduos respondem à temperatura essencialmente da maneira mostrada na Figura 2.1a: função prejudicada e, por fim, morte nos extremos superior e inferior (discutido nas Seções 2.3.4 e 2.3.6), com uma amplitude funcional entre os extremos, dentro da qual se situa um ótimo. Isso é responsável, em parte, simplesmente por mudanças na eficácia metabólica. Para cada 10°C de elevação da temperatura, por exemplo, a taxa de processos biológicos enzimáticos muitas vezes quase duplica e, assim, aparece como uma curva exponencial (Figura 2.3). Esse aumento é produzido porque a temperatura alta aumenta a velocidade de movimento molecular e acelera as reações químicas. O fator pelo qual uma reação muda em uma faixa de 10°C é referido como Q_{10}: uma duplicação aproximada significa $Q_{10} \approx 2$.

FIGURA 2.3 Taxa de consumo de oxigênio do besouro-da-batata (*Leptinotarsa decemineata*), que duplica para cada elevação de 10°C acima de 20°C, mas aumenta menos rapidamente em temperaturas mais altas (de Marzusch, 1952).

Para um ecólogo, no entanto, os efeitos sobre reações químicas individuais são provavelmente menos importantes do que os efeitos sobre taxas de crescimento (aumento de massa), sobre taxas de desenvolvimento (progressão através de estágios do ciclo de vida) e sobre o tamanho corporal final, já que, conforme se discutirá no Capítulo 4, esses tendem a governar as atividades ecológicas centrais de sobrevivência, de reprodução e de movimento. E quando relacionamos as taxas de crescimento e desenvolvimento de organismos com a temperatura, constata-se muitas vezes uma extensa faixa sobre a qual existem, quando muito, apenas leves desvios da linearidade (Figura 2.4).

Quando a relação entre crescimento e desenvolvimento é efetivamente linear, as temperaturas experimentadas por um organismo podem ser resumidas em um único valor, muito útil, o número de "graus-dia". Por exemplo, a Figura 2.4c mostra que a 15°C (5,1°C acima do limiar de desenvolvimento de 9,9°C), o ácaro predatório, *Amblyseius californicus*, leva 24,22 dias para se desenvolver (ou seja, a proporção do seu desenvolvimento total alcançado a cada dia foi 0,041 [= 1/24,22], mas precisa de apenas 8,18 dias para se desenvolver a 25°C (15,1°C acima do mesmo limiar). Portanto, em ambas as temperaturas, o desenvolvimento necessita de 123,5 graus-dia (ou, mais apropriadamente, "graus-dia acima do limiar"), isto é, 24,22 × 5,1 = 123,5, e 8,18 × 15,1 = 123,5. Essa é também a necessidade para o desenvolvimento do ácaro em outras temperaturas dentro de uma amplitude não-letal. Não se pode dizer que tais organismos exigem um tempo definido para se desenvolver. O que eles exigem é uma combinação de tempo e temperatura, muitas vezes referida como "tempo fisiológico".

As taxas de crescimento e de desenvolvimento, juntas, determinam o tamanho final de um organismo. Por exemplo, para uma determinada taxa de crescimento, uma taxa mais rápida de desenvolvimento conduzirá a um tamanho final menor. Em conseqüência, se as respostas de crescimento e desenvolvimento a variações da temperatura não são as mesmas, a temperatura afetará também o tamanho final. Na realidade, em geral o desenvolvimento se processa mais rapidamente com a temperatura do que o crescimento, de forma que, para uma gama muito ampla de organismos, o tamanho final tende a decrescer com a elevação da temperatura: "regra temperatura-tamanho" (ver Atkinson *et al.*, 2003). A Figura 2.5 mostra um exemplo para protistas unicelulares (72 conjuntos de dados de hábitats marinho, salobro e de água doce): para cada 1°C de aumento da temperatura, o volume celular final decresceu em cerca de 2,5°C.

Esses efeitos da temperatura sobre o crescimento, o desenvolvimento e o tamanho podem ser também de importância prática, além do valor científico. Cada vez mais, os ecólogos são solicitados para fazer predições. Nós podemos querer saber que conseqüências terá um aumento de 2°C, resultante do aquecimento global (ver Seção 2.9.2). Ou, por exemplo, podemos querer entender o papel da temperatura nas variações sazonais, interanuais e geográficas da produtividade de ecossistemas marinhos (Blackford *et al.*, 2004). Não podemos nos permitir aceitar relações exponenciais com a temperatura, se elas são realmente lineares, nem ignorar os efeitos de mudanças no tamanho do organismo sobre seu papel em comunidades ecológicas.

Talvez motivado pela necessidade de ser capaz de extrapolar do conhecido para o desconhecido e também apenas por querer descobrir princípios fundamentais de organização que governam o mundo ao nosso redor, têm surgido tentativas de descobrir regras universais de dependência da temperatura. Isso valeria para o próprio metabolismo e para taxas de desenvolvimento, ligando todos

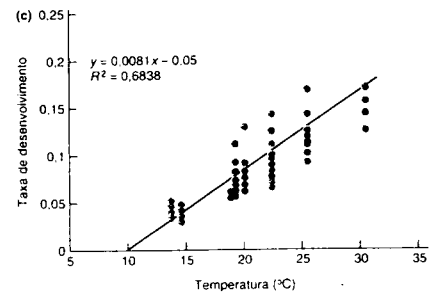
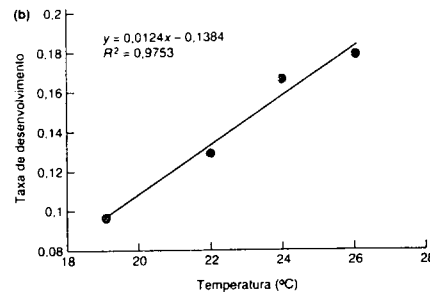
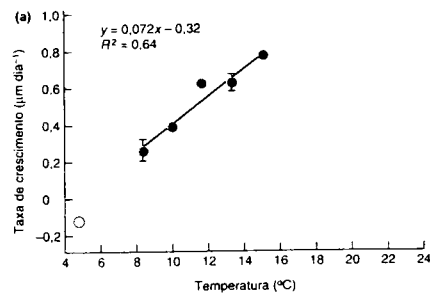



FIGURA 2.4 Relações efetivamente lineares entre as taxas de crescimento e de desenvolvimento e a temperatura. (a) Crescimento do protista *Strombidinopsis multiauris* (de Montagnes *et al.*, 2003). (b) Desenvolvimento do ovo no besouro *Oulema duftschmidi* (de Severini *et al.*, 2003). (c) Desenvolvimento, do ovo ao indivíduo adulto, no ácaro *Amblyseius californicus* (de Hart *et al.*, 2002). As escalas verticais em (b) e (c) representam a proporção do desenvolvimento total alcançado em um dia, em temperatura correspondente.

os organismos, por meio de gradação de tais dependências, com aspectos do tamanho corporal (Gillooly *et al.*, 2001, 2002). Outros autores têm sugerido que tais generalizações

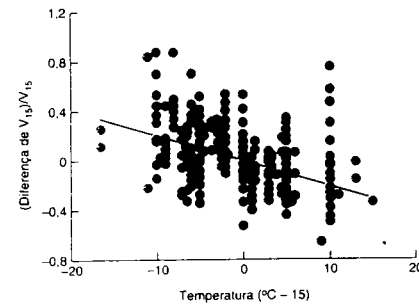



FIGURA 2.5 A regra temperatura-tamanho (o tamanho final diminui com o aumento da temperatura) ilustrada em protistas (65 conjuntos de dados combinados). A escala horizontal mede a temperatura como um desvio de 15°C. A escala vertical mede o tamanho padronizado: a diferença entre o volume celular observado e o volume celular a 15°C, dividida pelo volume celular a 15°C. A inclinação da linha de regressão média, que deve passar pelo ponto (0,0), foi -0,025 (SE, 0,004); o volume celular decresceu cerca de 2,5% para cada aumento de 1°C (de Atkinson et al., 2003).

podem ser uma *super*simplificação, enfatizando, por exemplo, que características dos organismos, como taxas de crescimento e desenvolvimento, são determinadas não apenas pela dependência das reações químicas individuais em relação à temperatura, mas também pela disponibilidade de recursos, sua taxa de difusão do ambiente para tecidos metabolizantes, etc. (Rombough, 2003; Clarke, 2004). É possível que haja espaço para a coexistência de generalizações amplas em grande escala e relações mais complexas em nível de espécies (subordinadas a tais generalizações).

2.3.3 Ectotérmicos e endotérmicos

Muitos organismos têm uma temperatura corporal que difere pouco da do seu ambiente. Um verme parasito no intestino de um mamífero, um micélio fúngico no solo e uma esponja no mar adquirem a temperatura do meio em que vivem. Os organismos terrestres, expostos ao sol e ao ar, são diferentes, pois podem adquirir calor diretamente, pela absorção da radiação solar, ou refrigerar-se mediante o calor latente de evaporação da água (a Figura 2.6 mostra as rotas típicas de intercâmbio de calor). Diversas propriedades fixas podem garantir temperaturas corporais mais elevadas (ou mais baixas) do que as temperaturas do ambiente. Por exemplo, as folhas brilhantes ou prateadas de muitas plantas de deserto refletem a radiação que poderia provocar seu aquecimento. Os organismos móveis possuem um certo controle da sua temperatura corporal, pois eles são capazes de buscar ambientes mais quentes ou mais frios, como quando um lagarto prefere se aquecer ex-

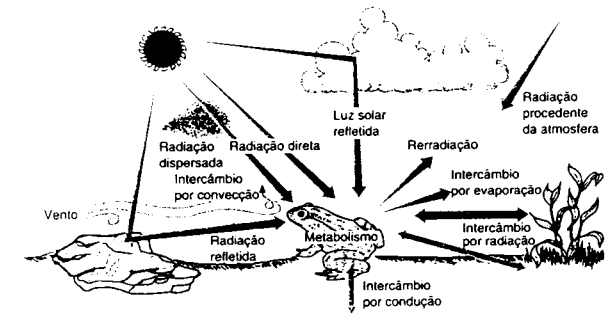



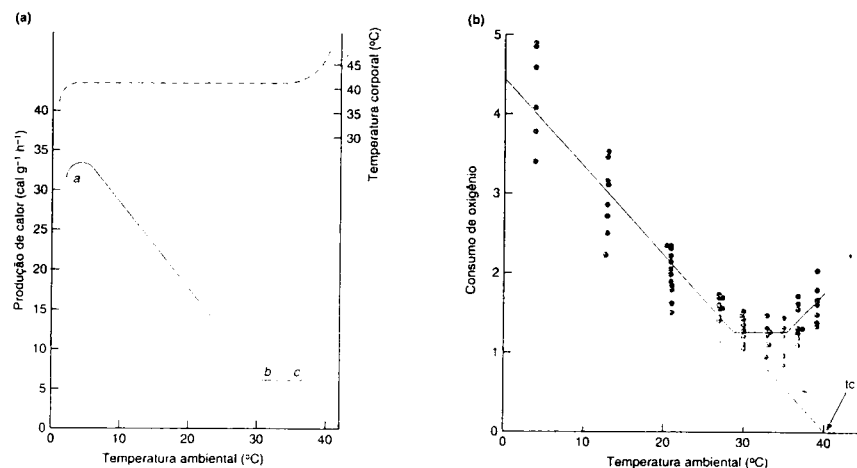
FIGURA 2.6 Diagrama esquemático das rotas de intercâmbio de calor entre um ectotérmico e diversos aspectos físicos do seu ambiente (de Tracy, 1976; de Hainsworth, 1981).

pondo-se ao sol sobre uma rocha quente ou procura a sombra para escapar do calor.

Entre os insetos, existem exemplos de aumento das temperaturas corporais mediante o controle do trabalho muscular, como acontece quando as mamangavas elevam sua temperatura corporal pela vibração dos músculos responsáveis pelo vôo. Os insetos sociais, como as abelhas e os cupins, podem controlar e regular a temperatura das suas colônias com extraordinária precisão termostática. Mesmo algumas plantas (p. ex., *Philodendron*) usam o calor metabólico para manter a temperatura das flores relativamente constante; aves e mamíferos, evidentemente, usam calor metabólico quase todo o tempo, para manter a temperatura corporal aproximadamente constante.

Uma distinção importante, portanto, é a que se estabelece entre *endotérmicos*, que regulam sua temperatura pela produção de calor dentro de seus próprios corpos, e *ectotérmicos*, que dependem de fontes externas de calor. Essa distinção, porém, não é completamente precisa. Como já observamos, além de aves e mamíferos, existem também outros táxons que utilizam seu próprio calor para regular a temperatura corporal, mas apenas por períodos limitados, e existem aves e mamíferos que reduzem ou suspendem suas capacidades endotérmicas quando as temperaturas são muito extremas. Em particular, muitos animais endotérmicos escapam de alguns dos custos da endotermia por hibernação durante as estações mais frias: nesses períodos, eles se comportam quase como ectotérmicos.

Aves e mamíferos em geral mantêm uma temperatura corporal constante entre 35 e 40°C e, portanto, eles tendem a perder calor na maioria dos ambientes. Entretanto, essa perda é reduzida por isolamento em forma de pelagem, de penas e de gordura e pelo controle do fluxo sangüíneo próximo à superfície da pele. Quando é necessário elevar a taxa de perda de calor, isso também pode ser obtido pelo controle do fluxo sangüíneo superficial e por outros mecanismos utilizados pelos ectotérmicos, como o arquejo e a simples escolha de um hábitat apropriado. Todos esses mecanismos e propriedades juntos conferem aos organismos endotérmicos uma capacidade considerável (mas não perfeita) para regular sua temperatura corporal. O benefício obtido é uma constância de desempenho próximo ao ótimo. Como conseqüência, eles têm um grande gasto de energia (Figura 2.7) e, assim, uma necessidade muito grande de alimentos para proporcionar tal energia. Em uma certa amplitude térmica (a zona termoneutra), um endotérmico consome energia em uma taxa basal. Porém, sob temperaturas ambientais cada vez mais acima ou abaixo dessa zona, o endotérmico consome cada vez mais energia para manter uma temperatura corporal constante. Mesmo na zona termoneutra, contudo, um endotérmico em geral consome energia com muito mais rapidez do que um ectotérmico de tamanho comparável.

As respostas de endotérmicos e ectotérmicos a temperaturas em alteração, portanto, não são tão diferentes como podem parecer à primeira vista. Ambos correm o risco de morte por exposições, ainda que curtas, a temperaturas muito baixas e por exposição mais prolongada a temperaturas moderadamente baixas. Ambos possuem uma temperatura ambiental ótima e limites letais superiores e inferiores. Há também custos para ambos quando vivem sob temperaturas afastadas do ótimo. Para o ectotérmico, esses custos podem representar crescimento e reprodução mais lentos, movimento lento, incapacidade de escapar de predadores e lentidão na busca de alimento. Porém, para o endotérmico, a manutenção da temperatura corporal custa energia, que poderia ser usada para capturar mais presas, produzir e nutrir mais descendentes ou escapar de mais predadores. Existem também custos do isolamento (p.ex., gordura nas baleias, pelagem nos mamíferos) e mesmo custos na mudança do isolamento entre estações. Temperaturas de apenas poucos graus acima do ótimo metabólico estão sujeitas a se tornarem letais tanto para endotérmicos quanto para ectotérmicos (ver Seção 2.3.6).

URA 2.7 (a) A produção termostática de calor por um endotérmico é constante na zona termoneutra, isto é, entre *b*, a temperatura crítica rior, e *c*, a temperatura crítica superior. A produção de calor aumenta, mas a temperatura corporal permanece constante à medida que a peratura ambiental decresce abaixo de *b*, até que a produção de calor alcance uma taxa máxima possível a uma temperatura ambiental :a. Abaixo de *a*, tanto a produção de calor como a temperatura corporal diminuem. Acima de *c*, a taxa metabólica, a produção de calor e a peratura corporal aumentam. Portanto, a temperatura corporal permanece constante no intervalo de temperaturas ambientais entre *a* e *c* Hainsworth, 1981). (b) Efeito da temperatura ambiental sobre a taxa metabólica (taxa de consumo de oxigênio) do esquilo-listrado (*Tamias ıtus*). tc = temperatura corporal. Observe que entre 0 e 30°C o consumo de oxigênio diminui quase linearmente à medida que a temperatura ıenta. Acima de 30ºC, um aumento posterior da temperatura tem um efeito pequeno até próximo à temperatura corporal do animal, quando ınsumo de oxigênio aumenta novamente (de Neumann, 1967; Nedgergaard e Cannon, 1990).

Embora seja difícil justificar essa idéia, é tentador considerar os ectotérmicos como "primitivos" e os endotérmicos como tendo adquirido controle "avançado" do seu ambiente. naioria dos ambientes é habitada por comunidades mistas ınimais endotérmicos e ectotérmicos. Isso inclui alguns dos bientes mais quentes – p. ex., deserto com roedores e lagar- – e alguns dos mais frios – margens da plataforma de gelo Antártica com pingüins e baleias, juntamente com peixes e l. De modo geral, podemos dizer que o contraste é entre a atégia de alto custo/alto benefício dos endotérmicos e a atégia de baixo custo/baixo benefício dos ectotérmicos. Po- ı, sua coexistência nos diz que ambas as estratégias, cada a ao seu modo, podem "fazer trabalhar".

.4 A vida a temperaturas baixas

ıaior parte do nosso planeta fica abaixo de 5ºC: "o frio é o nigo mais violento e mais comum da vida sobre a Terra" ınks *et al.*, 1990). Mais do que 70% do planeta é coberto ı água do mar – na maior parte, trata-se de oceano profundo com uma temperatura constante de cerca de 2ºC. Se incluirmos as calotas glaciais polares, mais dos que 80% da biosfera é permanentemente fria.

Por definição, todas as temperaturas abaixo do ótimo são prejudiciais, mas existe, em geral, uma ampla faixa térmica que não causa dano físico e na qual quaisquer efeitos são totalmente reversíveis. Entretanto, existem dois tipos completamente distintos de danos causados por temperaturas que podem ser letais, tanto para os tecidos como para os organismos: esfriamento e congelação. Muitos organismos sofrem danos quando expostos a temperaturas baixas, embora acima do ponto de congelação – o que se denomina "dano por esfriamento". Os frutos da banana escurecem e amadurecem após exposição a temperaturas de esfriamento, e muitas espécies da floresta tropical são sensíveis ao esfriamento. A natureza do dano é obscura, embora pareça estar associada à perda da permeabilidade da membrana e à perda de íons específicos, como o cálcio (Minorsky, 1985).

Temperaturas abaixo de 0ºC podem ter conseqüências físicas e químicas letais, ainda que nem sempre se forme gelo. A água pode "superesfriar" até atingir temperaturas próximas a -40ºC e permanecer sob forma líquida instável, em que suas propriedades físicas podem mudar de maneira biologicamente significativa: sua viscosidade aumenta, sua taxa de difusão decresce e seu grau de ionização diminui. De fato, o gelo raramente se forma em um organismo até que a temperatura caia vários graus abaixo de 0ºC. Os corpos fluidos permanecem em um estado de superesfriamento, até que o gelo se forme de repente ao redor de partículas que atuam como núcleos. Como conseqüência, aumenta a concentração de solutos na fase líquida remanescente. É muito raro se formar gelo dentro de células, o que, quando acontece, é inevitavelmente letal; a congelação da água extracelular é um dos fatores que impede a formação de gelo dentro das células (Wharton, 2002), já que a água é retirada da célula e os solutos no citoplasma (e nos vacúolos) se tornam mais concentrados. Os efeitos da congelação são, portanto, principalmente osmorreguladores: o equilíbrio hídrico das células é perturbado e as membranas celulares ficam desestabilizadas. Os efeitos são essencialmente semelhantes aos da seca e da salinidade.

Os organismos possuem ao menos duas estratégias metabólicas diferentes que lhes permitem sobreviver às temperaturas baixas do inverno. Uma estratégia de "evitação da congelação" usa alcoóis poli-hídricos de baixo peso molecular (polióis, como o glicerol), que baixam os pontos de congelação e de superesfriamento, e utiliza também proteínas da "histerese térmica", que impedem a formação de núcleos de gelo (Figura 2.8a, b). Uma estratégia "tolerante à congelação", que contrasta com a anterior e também envolve a formação de polióis, promove a formação de gelo extracelular, mas protege as membranas celulares de dano quando a água é retirada das células (Storey, 1990). As tolerâncias de organismos a temperaturas baixas não são fixadas, mas sim pré-condicionadas pela experiência de temperaturas no seu passado recente. Esse processo é denominado *aclimação*, quando ocorre no laboratório, e *aclimatização*, quando ocorre naturalmente. A aclimatização pode iniciar quando a temperatura se torna mais baixa no outono, estimulando a conversão de quase toda a reserva de glicogênio dos animais em polióis (Figura 2.8c), mas isso pode ter um custo energético: cerca de 16% da reserva de carboidratos pode ser consumida na conversão das reservas de glicogênio em polióis.

A exposição de um indivíduo por vários dias a uma temperatura relativamente baixa pode deslocar toda sua resposta térmica para a parte inferior da escala de temperatura. De modo similar, a exposição a uma temperatura alta pode deslocar a resposta térmica para cima. Poduras da Antártica (artrópodes diminutos), por exemplo, quando coletados a temperaturas de "verão" na natureza (ao redor de 5ºC na Antártica) e submetidos a uma amplitude térmica de aclimação, responderam a temperaturas na faixa de +2ºC a -2ºC (indicativo de inverno), mostrando uma marcada queda na temperatura em que congelam (Figura 2.9); no entanto, a temperaturas de aclimação ainda mais baixas (-5ºC, -7ºC), eles não mostraram tal queda, porque as temperaturas foram demasiado baixas para os processos fisiológicos requeridos responderem à aclimação.

À parte da aclimatização, em geral a resposta dos indivíduos à temperatura varia, dependendo do estágio de desenvolvimento que eles atingiram. Provavelmente, a forma mais extrema desse comportamento ocorre quando um organismo tem um estágio dormente em seu ciclo vital. Os estágios dormentes em geral são desidratados, metabolicamente lentos e tolerantes a extremos de temperatura.

2.3.5 Variação genética e a evolução da tolerância ao frio

Mesmo dentro de uma espécie observam-se, com freqüência, diferenças nas respostas à temperatura entre populações de locais distintos. Muitas vezes, constata-se que tais diferenças não são atribuídas exclusivamente à aclimatização, mas resultam de diferenças genéticas. Um estudo com a cactácea *Opuntia fragilis* proporcionou uma forte evidência de que a tolerância ao frio varia entre raças geográficas de uma espécie. Em geral, os cactos são espécies de hábitats quentes e secos, mas *O. fragilis* atinge até 56ºN e em um determinado local foi registrada a uma temperatura mínima extrema de -49,4ºC. De localidades diferentes do norte dos EUA e do Canadá, amostraram-se vinte populações, que foram testadas quanto à tolerância à congelação e à capacidade de se aclimatar ao frio. Os indivíduos da população mais tolerante à congelação (de Manitoba) toleraram -49ºC em testes de laboratório e se aclimataram a 19,9ºC, e indivíduos de uma população no clima mais suave de Hornby Island, Colúmbia Britânica, toleraram apenas -19ºC e se aclimataram a somente 12,1ºC (Loik e Nobel, 1993).

Existem também casos notáveis em que fitotecnistas têm estendido a amplitude geográfica de uma espécie de lavoura para regiões mais frias. Programas de seleção deliberada, aplicados ao milho (*Zea mays*), têm expandido a área dos EUA em que esta cultura pode ser lucrativa. Da década de 1920 até a década de 1940, a produção de milho em Iowa e Illinois aumentou em cerca de 24%, e no estado mais frio de Wisconsin ela cresceu 54%.

Se a seleção deliberada pode mudar a tolerância e a distribuição de uma espécie domesticada, podemos esperar que a seleção natural tenha atuado do mesmo modo na natureza. Para testar essa hipótese, *Umbilicus rupestris*, espécie que habita áreas marítimas amenas da Grã-Bretanha, foi cultivada fora da sua faixa normal (Woodward, 1990). Plantas e sementes foram coletadas de uma população de hábitat de inverno ameno de Cardiff, no oeste, e introduzidas em um ambiente mais frio a uma altitude de 157 m em Sussex, no sul. Após oito anos, as respostas à temperatura de sementes da população doadora e da população introduzida divergiram totalmente (Figura 2.10a), e as temperaturas de subcongelação, letais em Cardiff (-12ºC), foram toleradas por 50% da população de Sussex

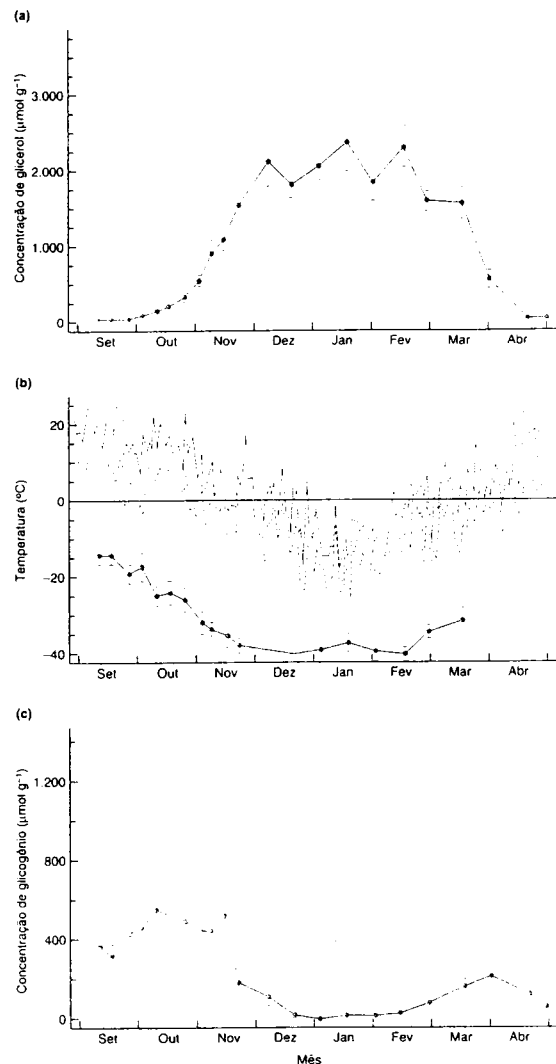



FIGURA 2.8 (a) Mudanças na concentração de glicerol, por grama de massa fresca, das larvas da mariposa da vara-de-ouro* (*Epiblema scudderiana*), que evitam a congelação. (b) Temperaturas máxima e mínima diárias (acima) e pontos de superesfriamento das larvas (abaixo) durante o mesmo período. (c) Mudanças na concentração de glicogênio durante o mesmo período (de Rickards *et al.*, 1987).

*N. de T. Nome popular de *Solidago virgaaurea* (Asteraceae).

Figura 2.10b). Esse resultado sugere que mudanças climáticas pretéritas, como períodos glaciais, por exemplo, teriam alterado a tolerância à temperatura de espécies, bem como teriam forçado sua migração.

2.3.6 A vida a temperaturas altas

Talvez o aspecto mais importante a respeito dos perigos de temperaturas altas seja que, para um determinado organismo, elas geralmente se situam apenas poucos graus acima do ótimo metabólico. Isso é em grande parte uma conseqüência inevitável das propriedades físico-químicas da maioria das enzimas (Wharton, 2002). Temperaturas altas podem ser perigosas porque elas levam à inatividade ou mesmo à desnaturação de enzimas, mas elas podem também ter efeitos danosos indiretos como conseqüência da desidratação. Uma vez que a evaporação é importante para a redução da temperatura corporal, os organismos terrestres enfrentam um dilema, pois todos precisam conservar água, e a taxa de perda de água por evaporação pode ser letal a temperaturas altas. Se as superfícies são protegidas da evaporação (p. ex., pelo fechamento dos estômatos em plantas ou espiráculos em insetos), os organismos podem ser mortos por uma temperatura corporal demasiado alta; mas se suas superfícies não são protegidas, eles podem morrer por dessecação.

FIGURA 2.9 Aclimação a temperaturas baixas. Foram coletadas amostras da podura da Antártica (*Cryptopygus antarcticus*), no verão (cerca de 5°C), por vários dias, e seu ponto de superesfriamento (no qual eles congelaram) foi determinado ou imediatamente (•) ou após um período de aclimação (•) a temperaturas mostradas. Os pontos de superesfriamento dos controles variaram devido às variações da temperatura de dia para dia, mas a aclimação a temperaturas na faixa de +2 a -2°C (indicativa de inverno) levou a uma queda no ponto de superesfriamento, enquanto tal queda não foi observada a temperaturas mais altas (indicativo de verão) ou temperaturas mais baixas (demasiado baixas para uma resposta de aclimação fisiológica). As barras são os erros-padrão (de Worland e Convey, 2001).

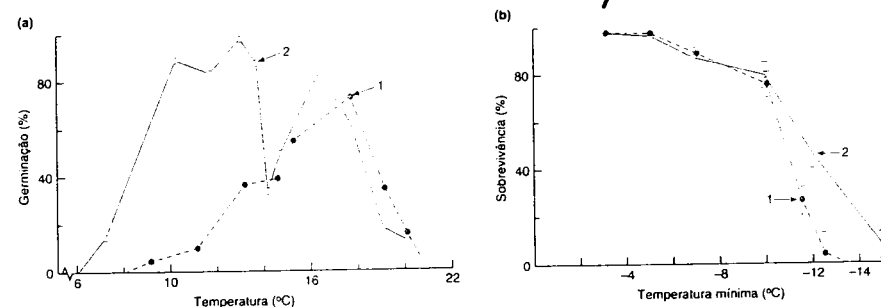



FIGURA 2.10 Mudanças no comportamento de populações de *Umbilicus rupestris*, espécie estabelecida, por um período de oito anos, em um ambiente frio em Sussex, a partir de coletas de um local de inverno ameno em Gales do Sul (Cadiff, Reino Unido). (a) Temperatura e germinação de sementes: respostas de amostras (1) da população doadora (Cardiff), em 1978, e (2) da população de Sussex, em 1987. (b) Sobrevivência à temperatura baixa da população doadora em Cardiff, em 1978 (1), e da população estabelecida em Sussex, em 1987 (2) (de Woodward, 1990).

O Vale da Morte (do inglês *Death Valley*), Califórnia, no verão, é provavelmente o local mais quente da Terra em que as plantas superiores mantêm um crescimento ativo. A temperatura do ar durante o dia pode chegar a 50%, e as temperaturas da superfície do solo podem ser muito mais altas. Uma espécie perene conhecida como doce-mel-do-deserto (*desert honeysweet*) (*Tidestromia oblongifolia*) cresce com vigor em tal ambiente, embora suas folhas morram quando submetidas à mesma temperatura do ar. A transpiração muito rápida mantém a temperatura das folhas em 40 a 45°C, e, nessa

temperatura alta e perda de água

faixa, elas podem exibir fotossíntese extremamente rápida (Berry e Björkman, 1980).

A maioria das espécies vegetais que vivem em ambientes muito quentes sofre de escassez de água e, por isso, são incapazes de usar o calor latente de evaporação da água para manter baixas as temperaturas foliares. Em especial, esse é o caso de suculentas do deserto, em que a perda de água é minimizada por uma baixa razão superfície/volume e uma baixa densidade de estômatos. Em tais plantas, o risco de superaquecimento pode ser reduzido por espinhos (que proporcionam sombra à superfície de um cacto) ou tricomas ou ceras (que refletem uma grande parte da radiação incidente). Apesar disso, tais espécies experimentam e toleram em seus tecidos temperaturas superiores a 60°C, quando a temperatura do ar está acima de 40°C (Smith et al., 1984).

As queimadas são responsáveis pelas temperaturas mais altas que os organismos enfrentam na Terra. Antes da sua intensificação provocada por atividades humanas, as queimadas eram causadas principalmente por ação de raios. O risco recorrente do fogo moldou a composição em espécies de florestas áridas e semiáridas em muitas partes do mundo. Todas as plantas são danificadas por queimadas, mas os notáveis poderes de rebrotamento a partir de meristemas protegidos nos caules e da germinação de sementes permitem a um conjunto especializado de espécies a recuperação do dano e a formação de floras adaptadas ao fogo (ver, por exemplo, Hodgkinson, 1992).

A matéria orgânica, decompondo-se em montes de excrementos de propriedades rurais, pilhas de compostagem e montes de feno úmido, pode alcançar temperaturas muito altas. As acumulações de feno úmido se aquecem até temperaturas de 50 a 60°C pelo metabolismo de fungos – como *Aspergillus fumigatus* – e, posteriormente, atingem cerca de 65°C pela ação de outros fungos termofílicos – como *Mucor pusillus* – e, um pouco depois, pela ação de bactérias e actinomicetos. A atividade biológica cessa perto de 100°C, mas são formados produtos autocombustíveis que causam um aquecimento adicional, eliminam água e podem inclusive provocar fogo. Um outro ambiente escaldante é o de fontes termais naturais, onde o microrganismo *Thermus aquaticus* cresce a temperaturas de 67°C e tolera temperaturas acima de 79°C. Esse organismo também já foi isolado de sistemas domésticos de água quente. Muitas (talvez todas) das espécies extremamente termófilas são procariotas. Em ambientes com temperaturas muito altas, as comunidades contêm poucas espécies. Em geral, animais e vegetais são os mais sensíveis a temperaturas altas, seguidos por fungos, bactérias, actinomicetos e arqueobactérias. Essa é essencialmente a mesma ordem encontrada em resposta a muitas outras condições extremas, como temperatura baixa, salinidade, toxicidade por metais e dessecação.

fendas vulcânicas termais e outros ambientes quentes

Um ambiente quente ecologicamente digno de nota foi descrito pela primeira vez apenas perto do final do século passado. Em 1979, foi descoberto, no Pacífico oriental, um local nas profundidades oceânicas, em que fluidos com altas temperaturas ("smokers") foram expelidos do fundo do mar, formando "chaminés" de paredes finas constituídos de materiais minerais. A partir de então, muito mais fendas vulcânicas desse tipo têm sido descobertas em cristas médio-oceânicas tanto do Atlântico quanto do Pacífico. Elas se localizam a 2.000 a 4.000 m abaixo do nível do mar, a pressões de 200 a 400 bars (20 a 40 MPa). O ponto de ebulição da água aumenta para 370°C a 200 bars e para 404°C a 400 bars. O fluido superaquecido emerge pelas chaminés a temperaturas em torno de 350°C e proporciona um *continuum* de ambientes com temperaturas intermediárias à medida que se esfria para atingir a temperatura da água do mar a cerca de 2°C.

Ambientes com pressões e temperaturas tão extremas são obviamente muito difíceis de estudar *in situ* e em muitos aspectos impossíveis de manter no laboratório. Algumas bactérias termófilas, coletadas nessas fendas vulcânicas, foram cultivadas com êxito a 100 °C e sob pressões barométricas apenas levemente acima do normal (Jannasch e Mottl, 1985). No entanto, há bastante evidência circunstancial de que alguma atividade microbiana ocorre a temperaturas muito mais altas e pode gerar a fonte energética para as comunidades de água quente fora dessas fendas vulcânicas. Por exemplo, fragmentos de DNA foram encontrados em amostras coletadas dentro dos "smokers", em concentrações que indicam a presença de bactérias intactas a temperaturas muito mais altas do que as convencionalmente consideradas como limitantes à vida (Baross e Deming, 1995).

Existe uma rica fauna eucariótica nas proximidades de fendas vulcânicas, completamente atípica para os oceanos profundos em geral. Em uma fenda vulcânica em Middle Valley, nordeste do Pacífico, examinada por meio de fotografias e vídeo, ao menos 55 táxons foram documentados, dos quais 15 eram espécies novas ou provavelmente novas (Juniper et al., 1992). É um dos poucos ambientes em que uma comunidade com tamanha complexidade e especialização depende de uma condição especial tão localizada. As fendas vulcânicas mais próximas conhecidas, com condições similares, estão a 2.500 km de distância. Tais comunidades acrescentam uma lista adicional ao registro de riqueza em espécies do planeta. Elas apresentam problemas evolutivos desafiadores e problemas desencorajadores para a tecnologia necessária para observá-las, registrá-las e estudá-las.

2.3.7 Temperatura como um estímulo

Vimos que a temperatura é uma condição que afeta a taxa de desenvolvimento dos organismos. Ela pode também atuar como um estímulo, determinando se o organismo começa ou não o seu desenvolvimento. Por exemplo, para muitas espécies de ervas de clima temperado, ártico ou alpino, um período de esfriamento ou congelação (ou mesmo de alternância de temperaturas altas e baixas) é necessário antes que a germinação ocorra. A planta exige uma experiência ao frio (evidência fisiológica de que o inverno passou) antes de poder iniciar seu ciclo de crescimento e desenvolvimento. A temperatura pode também interagir com outros estímulos (p. ex., fotoperíodo), para quebrar a dormência e, assim, regular o começo do crescimento. As sementes de bétula (*Betula pubescens*) necessitam de um estímulo fotoperiódico (ou seja, experiência de um regime especial de comprimento do dia) antes de germinar, mas, se submetidas ao esfriamento, elas iniciam o crescimento sem um estímulo luminoso.

2.4 Correlações entre a temperatura e a distribuição de vegetais e animais

2.4.1 Variações espaciais e temporais na temperatura

As variações na temperatura sobre a superfície da Terra e no interior desta têm uma diversidade de causas: efeitos latitudinais, altitudinais, continentais, sazonais, diários e microclimáticos, e, no solo e na água, os efeitos da profundidade.

As variações latitudinais e sazonais não podem realmente ser separadas. A Terra está inclinada em um ângulo em relação às mudanças do sol, de acordo com as estações, e isso determina alguns dos principais diferenciais da temperatura sobre a superfície terrestre. As influências da altitude e da "continentalidade" estão sobrepostas a essas amplas tendências geográficas. Existe uma queda de 1°C para cada 100 m de aumento da altitude no ar seco e uma queda de 0,6°C no ar úmido. Este é resultado da expansão "adiabática" do ar à medida que a pressão atmosférica cai com a altitude crescente. Os efeitos da continentalidade são amplamente atribuíveis a taxas diferentes de aquecimento e esfriamento da terra e do mar. Em comparação com a água, a superfície terrestre reflete menos calor, de modo que ela se aquece mais rapidamente, mas também perde calor com mais rapidez. O mar, portanto, tem um efeito moderador sobre as temperaturas de regiões costeiras, em especial das ilhas; tanto as variações diárias como as sazonais da temperatura são muito menos marcadas do que em locais continentais à mesma latitude. Além disso, existem efeitos comparáveis no interior de massas continentais: áreas secas e com solo descoberto, como os desertos, estão submetidas a extremos diários e sazonais de temperatura maiores do que em áreas úmidas, como florestas. Desse modo, os mapas globais de zonas térmicas ocultam uma grande quantidade de variações locais.

variação microclimática

Muito menos considerada é a possibilidade de ainda haver, em menor escala, uma variação microclimática importante. Por exemplo, a descida de ar seco e frio para o fundo de um vale, à noite, pode torná-lo até 30°C mais frio do que o lado do vale apenas 100 m mais alto; o sol de inverno, incidindo em um dia frio, pode aquecer o lado de uma árvore voltado para o sul (e suas fissuras habitáveis) até 30°C; e a temperatura do ar em uma mancha de vegetação pode variar 10°C, ao longo de uma distância vertical de 2,6 m, da superfície do solo até o topo do dossel (Geiger, 1955). Portanto, não devemos limitar nossa atenção a padrões globais ou geográficos quando buscamos evidências para a influência da temperatura sobre a distribuição e a abundância de organismos.

As variações da temperatura a longo prazo, como as associadas a períodos glaciais, foram discutidas no capítulo anterior. No entanto, entre essas e as mudanças diárias sazonais que conhecemos, vários padrões de médio prazo têm-se tornado progressivamente aparentes. Entre estes, destacam-se *El Niño-Southern Oscillation* (ENSO) e *North Atlantic Oscillation* (NAO) (Figura 2.11) (ver Stenseth *et al.*, 2003). A ENSO se origina no Oceano Pacífico tropical, afastada da costa da América do Sul, e com alternância (Figura 2.11a) entre um estado quente (El Niño) e um frio (La Niña) da água, afetando ambientes marinhos e continentais por toda a bacia do Pacífico (Figura 2.11.b; Figura 7 do encarte) e além dela. A NAO se refere à alternância norte-sul, em massa atmosférica, entre o Atlântico subtropical e o Ártico (Figura 2.11c), afetando também o clima em geral mais do que apenas a temperatura (Figura 2.11d; Figura 8 do encarte). Índices com valores positivos (Figura 2.1c) estão associados, por exemplo, a condições relativamente quentes na América do Norte e na Europa e a condições relativamente frias na África do Norte e no Oriente Médio. A Figura 2.12 mostra o efeito da variação da NAO sobre a abundância de espécies, tomando como exemplo o bacalhau (*Gadus morhua*), no mar de Barents.

2.4.2 Temperaturas e distribuições típicas

isotermas

Existem muitos exemplos de distribuições de vegetais e animais significativamente correlacionadas com algum aspecto da temperatura ambiental, ainda que em níveis taxonômicos e sistemáticos gerais (Figura 2.13). Em uma escala mais detalhada, as distribuições de muitas espécies têm uma estreita relação com alguns aspectos da temperatura. Por exemplo, o limite norte de distribuição da ruivinha-dos-tintureiros (*Rubia peregrina*) é intimamente correlacionado com a posição da isoterma de 4,5°C em janeiro (Figura 2.14a; uma isoterma é uma linha do mapa que liga locais com a mesma temperatura – nesse caso, uma média de janeiro de 4,5°C). No entanto, devemos ter muita cautela na interpretação dessas relações: elas podem ser extremamente valiosas sobre previsões de locais de ocorrência de uma determinada espécie, podem sugerir que alguma característica relacionada à temperatura é importante na vida dos organismos, mas não provam que a temperatura *causa* os limites de distribuição de uma espécie. A literatura relevante sobre essa e muitas outras correlações entre temperatura e padrões de distribuição foi revisada por Hengeveld (1990), que também descreveu um procedimento gráfico mais refinado. Segundo o estudo, temperatura mínima do mês mais frio e a temperatura máxima do mês mais quente estão estimadas para

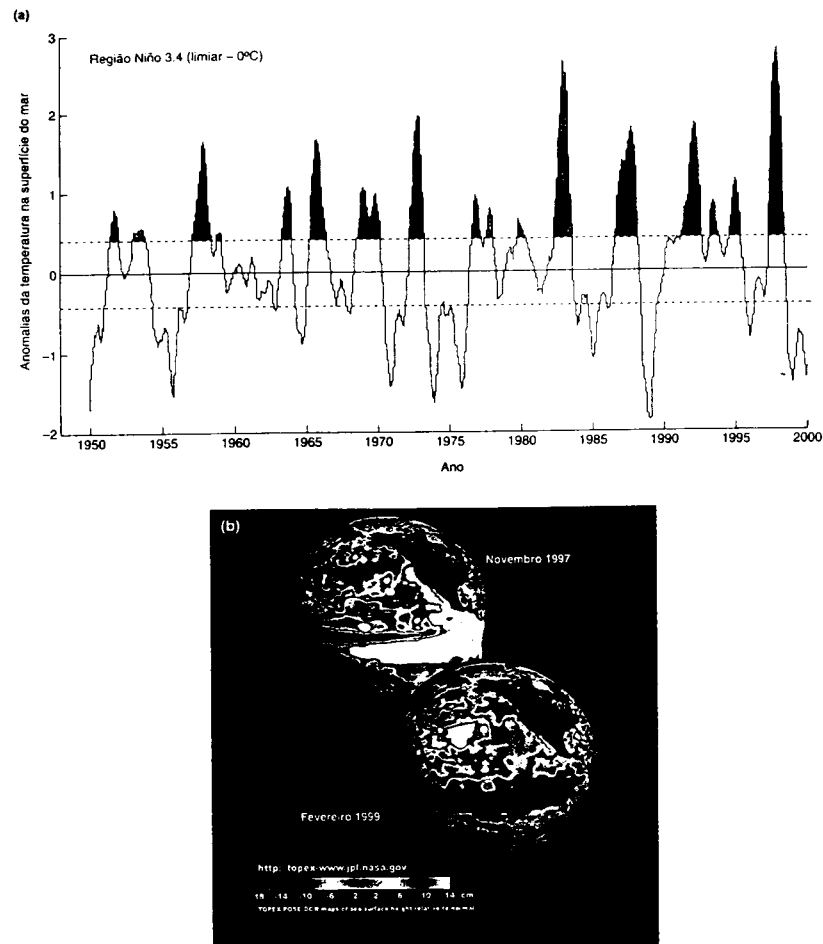



FIGURA 2.11 (a) *El Niño-Southern Oscillation* (ENSO), de 1950 a 2000, medida por meio de anomalias da temperatura na superfície do mar (diferenças a partir da média) no meio do Pacífico. Os eventos de El Niño (> 0,4°C acima da média) são apresentados em cor escura, e os eventos de La Niña (> 0,4ºC abaixo da média) são mostrados em cor clara. (Imagem de http://www.cgd.ucar.edu/cas/catalog/climind/Nino-3-3 4–indices.html.) (b) Mapas de exemplos de eventos de El Niño (novembro de 1997) e La Niña (fevereiro de 1999), relativamente à altura do mar acima de níveis médios. Os mares mais quentes são mais altos; por exemplo, uma altura do mar de 15 a 20 cm abaixo da média equivale a uma anomalia da temperatura de aproximadamente 2 a 3ºC. (Imagem de http://topex-www.jpl.nasa.gov/science/images/el-nino-la-nina.jpg.) (Ver Figura 7 do encarte.) *(continua)*

muitos locais, dentro e fora da amplitude de uma espécie. Cada local é, depois, plotado em um gráfico de temperatura máxima em relação à mínima e é traçada uma linha que distingue registros de presença e ausência (Figura 2.14b). Essa linha é, então, usada para definir o limite geográfico das distribuições da espécie (Figura 2.14c). Isso pode ter um forte valor de predição, mas nada revela ainda sobre as forças subjacentes que causam os padrões de distribuição.

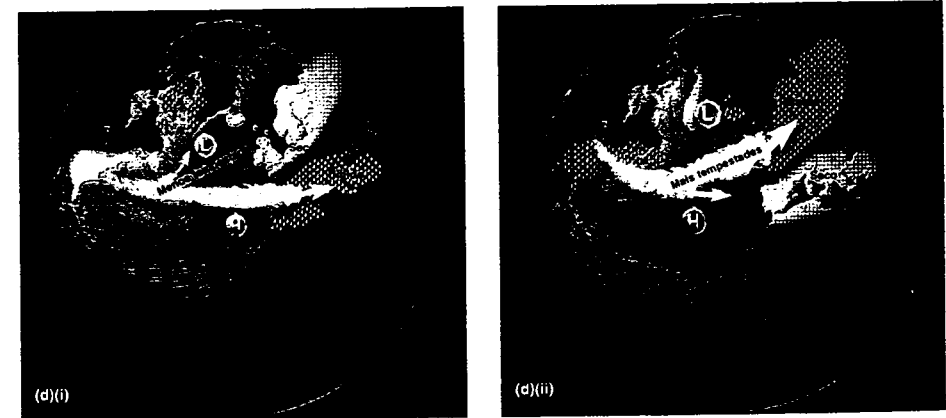
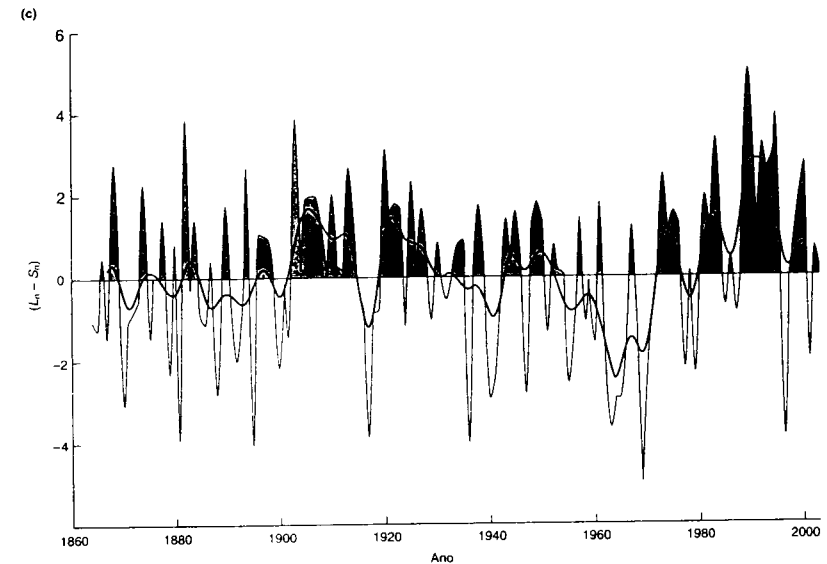



FIGURA 2.11 *(continuação)* (c) *North Atlantic Oscillation* (NAO), de 1864 a 2000, medida pela diferença de pressão normalizada ao nível do mar ($L_n - S_n$), entre Lisboa (Portugal) e Reykjavik (Islândia) (Imagem de http://www.cgd.ucar.edu/~jhurrell/nao.stat.winter.html#winter.) (d) Condições típicas de inverno, quando o índice da NAO é positivo ou negativo. São indicadas as condições mais do que quentes, frias, secas ou úmidas. (Imagem de http://www.ldeo.columbia.edu/NAO/.) (Ver Figura 8 do encarte.)

Uma razão pela qual se deve ter cuidado ao interpretar as correlações entre distribuições de espécies e mapas de temperatura é que as temperaturas medidas para a elaboração das isotermas de um mapa raramente são aquelas experimentadas pelos organismos. Na natureza, um organismo pode escolher entre ficar ao sol ou protegido à sombra, ou mesmo, em um

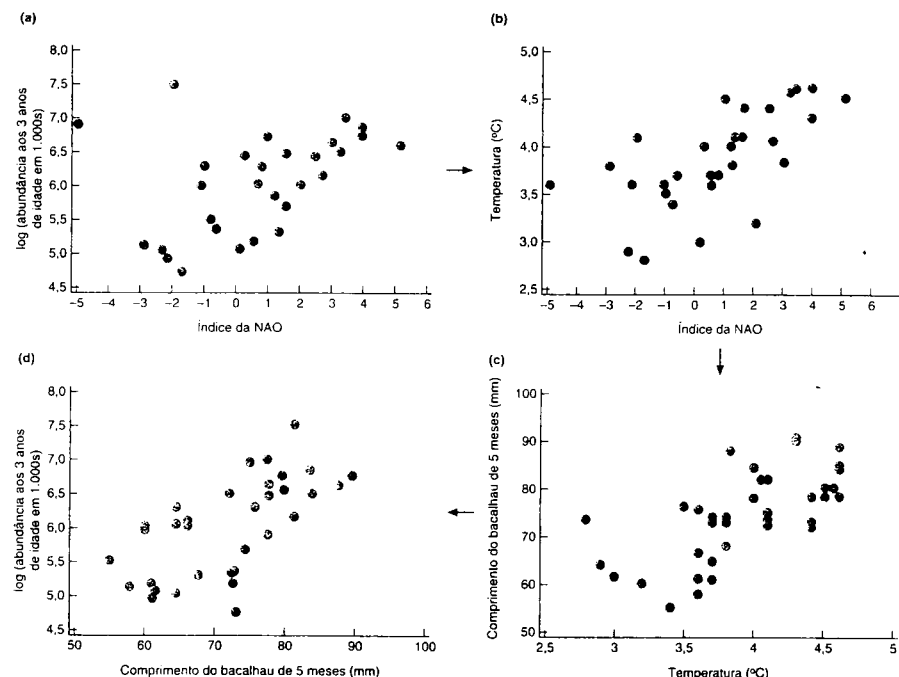



FIGURA 2.12 (a) A abundância do bacalhau (*Gadus morhua*) de 3 anos, no mar de Barents, apresenta uma correlação positiva com o valor do índice da *North Atlantic Oscillation* (NAO), para o mesmo ano. O mecanismo que fundamenta essa correlação é sugerido em (b-d). (b) A temperatura média anual aumenta com o índice da NAO. (c) O comprimento do bacalhau de 5 meses aumenta com a temperatura média anual. (d) A abundância do bacalhau de 3 anos aumenta com seu comprimento aos 5 meses (segundo Ottersen *et al.*, 2001).

único dia, experimentar um sol escaldante ao meio-dia e uma noite gelada. Além disso, a temperatura varia de um local para outro em uma escala muito mais detalhada do que poderia interessar a um geógrafo, mas são as condições nesses "microclimas" as que determinarão decisivamente o que é habitável para uma determinada espécie. Por exemplo, o arbusto *Dryas octapetala* restringe-se a altitudes superiores a 650 m em Gales do Norte (Reino Unido), onde se encontra próximo do seu limite meridional. Todavia, para o norte, em Sutherland (Escócia), onde geralmente é mais frio, ele é encontrado ao nível do mar.

2.4.3. Distribuições e condições extremas

Para muitas espécies, as distribuições são explicadas não tanto pelas temperaturas médias, mas muito mais pelos extremos ocasionais, em especial temperaturas letais ocasionais que impedem sua existência. Por exemplo, é provável que a geada, isoladamente, seja o fator mais importante na limitação da distribuição das plantas. O cacto gigante do oeste dos EUA e do México (do inglês, *saguaro*) (*Carnegiea gigantea*), por exemplo, está sujeito a morrer quando as temperaturas permanecem abaixo do ponto de congelação durante 36 horas, mas ele não fica ameaçado se houver um degelo diário. No Arizona, os limites norte e leste da distribuição dessa espécie de cacto correspondem a uma linha de união de locais onde em dias ocasionais não há degelo. Assim, essa espécie não está presente onde ocasionalmente existem condições letais – um indivíduo não morre mais do que uma vez.

De maneira semelhante, uma espécie vegetal cultivada em escala comercial quase nunca se encontra sob as condições climáticas dos seus ancestrais selvagens e são bem conhecidos os casos de insucessos de safras causados por eventos extremos, principalmente geadas e estiagem. Por exemplo, o limite climático da amplitude geográfica para a

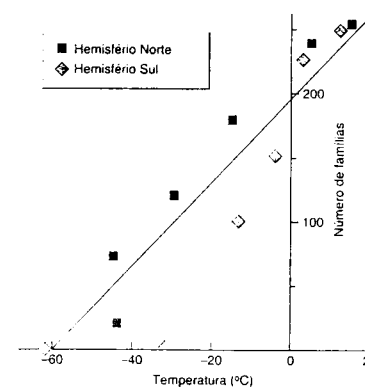



FIGURA 2.13 Relação entre a temperatura mínima absoluta e o número de famílias de plantas floríferas nos hemisférios norte e sul (de Woodward, 1987, que também discute as limitações desse tipo de análise e como a história do isolamento continental pode ser responsável pela extraordinária diferença entre os dois hemisférios).

produção do café (*Coffea arabica* e *C. robusta*) é definido pela isoterma de 13ºC do mês mais frio do ano. A maior parte da safra mundial é produzida em microclimas de planalto dos estados brasileiros de São Paulo e Paraná. Nesses locais, a temperatura mínima média é 20ºC, mas ocasionalmente ventos frios e poucas horas de temperatura próxima ao ponto de congelação são suficientes para matar as plantas ou danificá-las gravemente (com conseqüências nos preços mundiais do produto).

2.4.4 Distribuições e interação da temperatura com outros fatores

Embora os organismos respondam a cada condição em seu ambiente, os efeitos das condições podem ser bastante determinados pelas respostas de outros membros da comunidade. A temperatura não atua sobre uma única espécie: ela atua também sobre os seus competidores, presas, parasitos, e assim por diante. Como vimos na Seção 2.2, essa era a diferença entre um nicho fundamental (onde um organismo *poderia* viver) e um nicho realizado (onde ele *de fato* vive). Por exemplo, um organismo sofrerá se sua alimentação for outra espécie que não pode tolerar uma condição ambiental. Isso é ilustrado pela distribuição da mariposa-do-junco (*Coleophora alticolella*) na Inglaterra. A mariposa deposita seus ovos sobre as folhas de junco (*Juncus squarrosus*), e as larvas se alimentam das sementes em desenvolvimento. Acima de 600 m, as mariposas e as larvas são pouco afetadas pelas temperaturas baixas, mas o junco, embora cresça, não consegue amadurecer suas sementes. Esse comportamento, por sua vez, limita a distribuição da mariposa, pois as larvas que eclodem nas elevações mais frias passam fome como conseqüência dessa insuficiência alimentar (Randal, 1982).

Os efeitos de condições sobre doenças também podem ser relevantes. As condições podem favorecer a dispersão de infecção (ventos transportam esporos de fungos), o crescimento de parasitos ou enfraquecer as defesas do hospedeiro. Por exemplo, durante uma epidemia da ferrugem-da-folha-do-milho (*Helminthosporium maydis*), em uma plantação de milho em Connecticut, as plantas mais próximas às árvores, que ficavam à sombra por períodos mais longos, foram as mais fortemente afetadas pela doença (Figura 2.15).

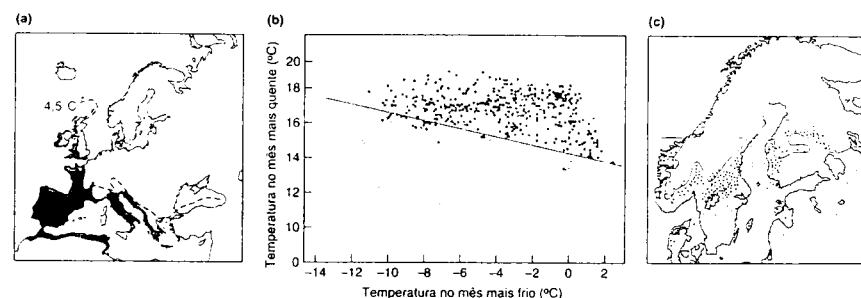



FIGURA 2.14 (a) O limite norte de distribuição da ruivinha-dos-tintureiros (*Rubia peregrina*) está intimamente correlacionado com a posição da isoterma de 4,5ºC de janeiro (de Cox *et al.*, 1976). (b) Representação dos locais de *Tilia cordata* dentro (•) e fora (○) da sua amplitude, no espaço gráfico definido pela temperatura mínima do mês mais frio e máxima do mês mais quente. (c) Limite da amplitude geográfica de *T. cordata* no norte da Europa, definido pela linha reta em (b). ([b, c] de Hintikka, 1963; de Hengeveld, 1990).

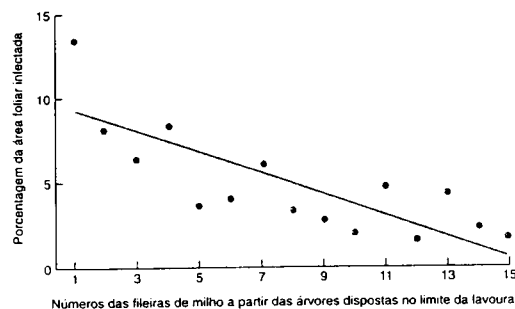



FIGURA 2.15 Incidência da ferrugem-da-folha-do-milho (*Helminthosporium maydis*) sobre o milho crescendo em fileiras, a distâncias variadas de árvores que o sombreavam. As doenças fúngicas transportadas pelo vento foram as responsáveis pela maior parte dessa mortalidade (Harper, 1955) (de Lukens e Mullany, 1972).

A competição entre espécies pode, também, ser profunda-
ente influenciada pelas condições ambientais, em especial
la temperatura. Duas espécies de peixes salmonídeos de ria-
o, *Salvelinus malma* e *S. leucomaenis*, coexistem em locais
e altitudes intermediárias (e, portanto, de temperaturas in-
rmediárias) na Ilha Hokkaido, Japão; apenas a primeira vive
n altitudes mais elevadas (temperaturas mais baixas) e a últi-
a, em altitudes mais baixas (ver também Seção 8.2.1). Por
ma mudança de temperatura, uma inversão do resultado da
teração entre as espécies competidoras parece desempenhar
m papel-chave na competição. Por exemplo, em riachos ex-
erimentais com as duas espécies, mantidos a 6°C por um
eríodo de 191 dias (uma temperatura típica de altitude ele-
ada), a sobrevivência de *S. malma* foi muito superior à de *S.
ucomaenis*; por outro lado, a 12°C (uma temperatura típica
e altitude baixa), a sobrevivência das duas espécies foi me-
or, mas o resultado foi invertido, de modo que em torno de
0 dias todos os indivíduos de *S. malma* morreram (Figura
.16). Ambas as espécies são capazes de viver sozinhas nas duas
mperaturas.

Muitas das interações entre tem-
eratura e outras condições físicas são
o fortes que não é adequado consi-
erá-las separadamente. A umidade relativa do ar, por exem-
lo, é uma condição importante na vida de organismos terres-
es, pois desempenha uma parte importante na determinação
e suas taxas de perda de água. Na prática, raramente é possí-
el estabelecer uma distinção clara entre os efeitos da umidade
lativa e da temperatura. Isso acontece simplesmente porque
ma elevação na temperatura provoca um aumento da taxa de
aporação. Uma umidade relativa aceitável para um organis-
o sob uma temperatura baixa pode, portanto, ser inaceitável
b uma temperatura mais alta. As variações microclimáticas
n umidade relativa podem ser até mais acentuadas do que
quelas envolvendo a temperatura. Por exemplo, não é inco-
um a ocorrência de umidade relativa de quase 100% no ní-
el do solo, no meio de densa vegetação e no interior do solo; no ar imediatamente acima, a, talvez, 40 cm de distância, a umidade relativa atinge apenas 50%. Os organismos "terrestres" têm a sua distribuição mais obviamente afetada pela umidade, pois eles são, de fato, "aquáticos" na maneira de controlar seu balanço hídrico. Anfíbios, isópodes terrestres, nematódeos, minhocas e moluscos, ao menos em seus estágios ativos, estão confinados a microambientes cuja umidade relativa aproxima-se de 100%. O principal grupo de animais a escapar desse confinamento é o dos artrópodes terrestres, em especial insetos. Todavia, mesmo assim, a perda evaporativa de água freqüentemente limita suas atividades a hábitats (p. ex., florestas) ou períodos do dia (p. ex., anoitecer) com umidade relativamente alta.

2.5 pH do solo e da água

O pH do solo, em ambientes terrestres, ou da água, em ambientes aquáticos, é uma condição que pode exercer uma poderosa influência sobre a distribuição e a abundância de organismos. O protoplasma das células das raízes da maioria das plantas aquáticas é danificado como resultado direto de concentrações tóxicas de íons de H^+ ou OH^- em solos com pH abaixo de 3 ou acima de 9, respectivamente. Além disso, ocorrem efeitos indiretos, pois o pH do solo influencia a disponibilidade de nutrientes e/ou a concentração de toxinas (Figura 2.17).

A acidez elevada (pH baixo) pode atuar de três maneiras: (i) diretamente, pela perturbação da osmorregulação, da atividade enzimática ou das trocas gasosas através das superfícies respiratórias; (ii) indiretamente, aumentando a concentração de metais pesados tóxicos – em particular alumínio (Al^{3+}), mas também manganês (Mn^{2+}) e ferro (Fe^{3+}) –, que são nutrientes vegetais essenciais sob valores de pH mais altos; e (iii) indiretamente, pela redução da qualidade e amplitude de fontes alimentares disponíveis aos animais (p. ex., o crescimento fúngico é reduzido sob pH baixo em riachos (Hildrew *et al.*, 1984) e a flora aquática muitas vezes inexiste ou exibe menos

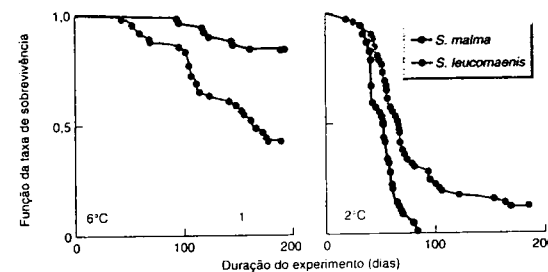



FIGURA 2.16 A mudança da temperatura inverte o resultado da competição. À temperatura baixa (6°C), à esquerda, o peixe salmonídeo *Salvelinus malma* sobrevive co-habitando com *S. leucomaenis*, e a 12°C, à direita, *S. leucomaenis* leva *S. malma* à extinção. Ambas as espécies são totalmente capazes de viver sozinhas nas duas temperaturas (segundo Taniguchi e Nakano, 2000).

diversidade). Os limites de tolerância para pH variam entre as espécies vegetais, mas apenas uma minoria é capaz de crescer e reproduzir-se sob um pH abaixo de 4,5.

Em solos alcalinos, o ferro (Fe^{3+}), o fosfato (PO_4^{3-}) e certos elementos-traço, como o manganês (Mn^{2+}), são fixados em compostos relativamente insolúveis, e as plantas podem ser, então, prejudicadas, devido à pouca disponibilidade desses elementos. Por exemplo, as plantas calcífugas (características de solos ácidos) muitas vezes mostram sintomas de deficiência de ferro quando transplantadas para solos mais alcalinos. Contudo, em geral, solos e águas com pH acima de 7 tendem a ser favoráveis a muito mais espécies do que aqueles mais ácidos. Campos de solos gredosos e calcários têm uma flora (e fauna associada) muito mais rica do que campos de solos ácidos, e essa situação é semelhante para animais que habitam riachos, açudes e lagos.

Alguns procariotos, em especial as Arqueobactérias, podem tolerar e até crescer melhor em ambientes cujo pH está muito distante da faixa tolerada pelos eucariotos. Tais ambientes são raros, mas ocorrem em lagos vulcânicos e fontes geotermais, onde estão situados os valores ótimos de pH, e os organismos dominantes são bactérias sulfo-oxidantes, incapazes de viver em ambientes neutros (Stolp, 1988). *Thiobacillus ferroxidans* ocorre em resíduos de processos industriais de lixívia de metais e tolera pH 1; *T. thioxidans* não só tolera, mas pode crescer em pH 0. Na outra extremidade da amplitude do pH estão os ambientes alcalinos dos lagos ricos em carbonato de sódio com valores de pH entre 9 e 11, habitados por cianobactérias, como *Anabaenopsis arnoldii* e *Spirulina platensis*; *Plectonema nostocorum* pode crescer em pH 13.

FIGURA 2.17 A toxicidade de H^+ e OH^- para as plantas e a influência do pH do solo na disponibilidade de minerais para elas (indicada pelas larguras das faixas) (segundo Larcher, 1980).

2.6 Salinidade

Para as plantas terrestres, a concentração de sais na água do solo oferece resistência osmótica à absorção de água. As concentrações salinas mais extremas ocorrem em zonas áridas, cujo movimento predominante da água do solo é em direção à superfície, onde se acumula sal cristalino. Isso acontece especialmente quando as plantas de lavoura são cultivadas sob irrigação em regiões áridas; desenvolvem-se, então, salinas, e o solo se torna inutilizado para a agricultura. O principal efeito da salinidade é provocar o mesmo tipo de problemas osmorregulatórios constatados na seca e no congelamento, e muitos dos problemas são registrados da mesma maneira. Por exemplo, muitas das plantas superiores que vivem em ambientes salinos (halófitas) acumulam eletrólitos em seus vacúolos, mas mantêm uma concentração baixa no citoplasma e nas organelas (Robinson et al., 1983). Tais plantas mantêm pressões osmóticas altas e, assim, permanecem túrgidas, sendo protegidas da ação prejudicial dos eletrólitos acumulados por polióis e protetores de membrana.

Os ambientes de água doce apresentam um conjunto de :ondições especializadas, pois a água tende a penetrar nos or- ;anismos, e este fenômeno deve ser contido. Em hábitats ma- ·inhos, os organismos, na maioria, são isotônicos em relação io seu ambiente, de modo que não há fluxo líquido de água. ?or outro lado, existem muitos que são hipotônicos, de ma- ıeira que a água flui desses organismos para o ambiente, colo- :ando-os em posição semelhante aos organismos terrestres. As- ;im, para muitos organismos aquáticos, a regulação da con- :entração fluida do corpo é um processo vital e, às vezes, ener- ;eticamente dispendioso. A salinidade de um ambiente aquá- ico pode ter uma influência importante sobre a distribuição e ı abundância, em especial em locais como estuários, onde há ım gradiente bem-definido entre hábitats verdadeiramente ma- ·inhos e de água doce.

Os camarões de água doce *Palaemonetes pugio* e *P. vulgaris*, ›or exemplo, co-ocorrem em uma ampla faixa de salinidades le estuários da costa leste dos EUA. No entanto, *P. pugio* pa- ·ece ser mais tolerante a temperaturas mais baixas do que *P. ·ulgaris*, ocupando alguns hábitats nos quais a última inexiste. \ Figura 2.18 mostra o mecanismo provável que fundamenta :sse fenômeno (Rowe, 2002). Em uma faixa de salinidade (em- ›ora não na salinidade mais baixa efetivamente letal), o con- ;umo metabólico foi significativamente mais baixo em *P. pu- ;io*. *P. vulgaris* necessita de muito mais energia simplesmente ›ara se manter, o que a coloca em grande desvantagem na :ompetição com *P. pugio*, mesmo quando ela é capaz de sus- entar tal consumo.

?.6.1 Condições no limite entre o mar e a terra

\ salinidade tem efeitos importantes sobre a distribuição de ›rganismos em áreas entre-marés, mas ela age por meio de interações com outras condições – em especial exposição ao ar e à natureza do substrato.

Algas de todos os tipos encontram hábitats adequados vivendo sempre submersas no mar, mas as plantas superiores inexistem completamente nesses ambientes. Isso estabelece um contraste notável com hábitats submersos de água doce, onde uma diversidade de espermatófitas desempenha um papel de destaque. A principal razão parece ser que as plantas superiores necessitam de um substrato onde suas raízes possam encontrar ancoragem. As algas marinhas macroscópicas, que ficam continuamente submersas (exceto em marés extremamente baixas), ocorrem com abundância em comunidades marinhas. Elas não possuem raízes, mas se fixam às rochas por meio de "grampos" especializados. Em regiões com substratos moles, essas algas são excluídas, pois não conseguem fixar-se. É nessas regiões que as poucas espermatófitas verdadeiramente marinhas, como, por exemplo, *Zostera* e *Posidonia*, formam comunidades submersas que sustentam comunidades animais complexas.

algas e plantas superiores

A maioria das plantas superiores enraizadas em substrato marinho tem caules e folhas expostos à atmosfera durante grande parte do ciclo das marés. Como exemplos, podem ser citadas as plantas de mangue, espécies de *Spartina* e halófitas extremas, como as espécies de *Salicornia*, que têm caules aéreos e raízes expostos à salinidade total da água do mar. Nos locais com substrato estável em que as plantas podem enraizar, as comunidades de espermatófitas podem se propagar através da zona entre-marés, em um *continuum* que se estende desde condições de água salgada com plantas permanentemente submersas (como as gramíneas) até condições totalmente não-salinas. Os marismas, em particular, abrangem uma faixa de concentrações de sal, desde a água do mar até condições totalmente não-salinas.

FIGURA 2.18 Consumo metabólico padrão (estimado por meio do consumo mínimo de oxigênio) em duas espécies de camarão, *Palaemonetes pugio* e *P. vulgaris*, submetidas a uma faixa de salinidades. Houve mortalidade significativa das duas espécies a 0,5 partes por mil, especialmente em *P. vulgaris* (75%, comparada com 25%) (segundo Rowe, 2002).

Com exceção de fendas onde se formam substratos moles, as plantas superiores inexistem em costões rochosos entre-marés. Estes ambientes são dominados por algas, que dão lugar a liquens ao nível da maré alta e acima desta, onde a exposição à dessecação é maior. Os vegetais e os animais que vivem sobre costões rochosos são influenciados por condições ambientais extremas, à medida que toleram exposição ao ambiente aéreo e às forças de ondas e tempestades. Isso se expressa na *zonação* dos organismos, com espécies distintas em alturas diferentes da costa (Figura 2.19).

zonação

A extensão da zona entre-marés depende da altura das marés e da inclinação da costa. Longe da costa, as subidas e descidas das marés raramente são maiores do que 1 m. Porém, mais próximo à costa, o formato da massa terrestre pode afunilar a maré e o fluxo de água, produzindo elevações de marés com amplitudes extraordinárias de, por exemplo, quase 20 m na Baía de Fundy (entre Nova Scotia e New Brunswick, Canadá). As costas do mar Mediterrâneo, ao contrário, experimentam uma amplitude de maré praticamente insignificante. Em costões inclinados e penhascos rochosos, a zona entre-marés é muito curta, e a zonação é comprimida.

Explicar a "zonação como um resultado da exposição", entretanto, é uma simplificação exagerada do tema (Raffaeli e Hawkins, 1996). Em primeiro lugar, "exposição" pode significar uma diversidade ou uma combinação de muitas coisas diferentes: dessecação, extremos de temperatura, alterações na salinidade, iluminação excessiva e as simples forças físicas do embate de ondas e tempestades (às quais retornaremos na Seção 2.7). Além disso, a "exposição" mostra, com efeito, apenas os limites *superiores* dessas espécies essencialmente marinhas; no entanto, a zonação implica que elas tenham também limites inferiores. Para algumas espécies, pode haver uma *exposição demasiado pequena* nas zonas inferiores. Por exemplo, as algas verdes tornam-se carentes de luz nas faixas do azul e, especialmente, do vermelho, se ficarem submersas por longos períodos em zonas muito baixas da costa. Para muitas outras espécies, contudo, a distribuição no limite inferior evita a competição e a predação (ver, por exemplo, a discussão em Paine, 1994). Na costa da Grã-Bretanha, a alga marinha *Fucus spiralis* se estende com facilidade para zonas mais baixas do que o normal quando são escassas outras algas marinhas fucóides, competidoras nas zonas médias.

2.7 Forças físicas de ventos, de ondas e de correntes

Na natureza, existem muitas forças do ambiente que têm seu efeito graças à força do movimento físico – o vento e a água são os melhores exemplos.

Em riachos e rios, plantas e animais defrontam-se com o risco contínuo de serem carregados. A velocidade média do fluxo geralmente cresce para jusante, mas o perigo maior de os

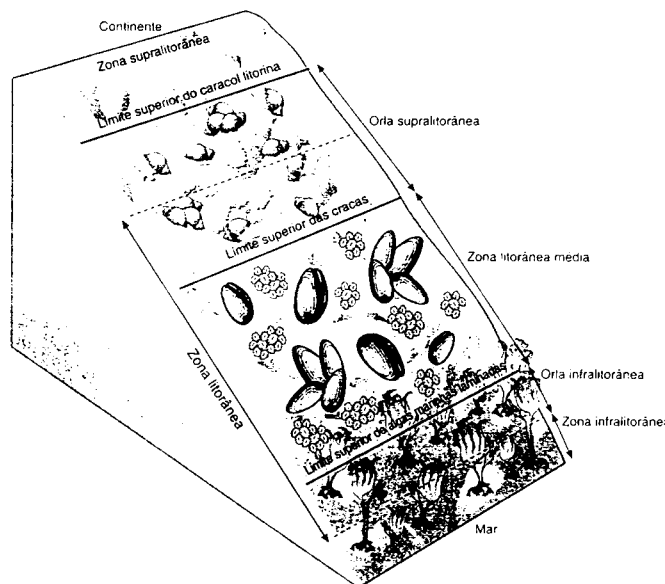



FIGURA 2.19 Esquema geral de zonação da costa marinha, determinada pelos comprimentos relativos de exposição ao ar e à ação das ondas (segundo Raffaeli e Hawkins, 1996).

membros da comunidade bentônica (habitantes do fundo) serem arrastados é nas regiões a montante, onde a água é turbulenta e rasa. As únicas plantas encontradas em cursos de água extremos são as espécies de "baixo perfil", como algas incrustantes e filamentosas, musgos e hepáticas. Onde a corrente é um pouco menos extrema, existem plantas, como o ranúnculo (*Ranunculus fluitans*), que oferecem pequena resistência ao fluxo e se fixam ao redor de um objeto imóvel por meio de raízes adventícias densamente desenvolvidas. Plantas flutuantes como a lentilha-d'água (*Lemna* spp.) em geral ocorrem apenas onde o fluxo é insignificante.

As condições de exposição em costões rochosos estabelecem limites rigorosos às formas de vida e aos hábitos de espécies que podem tolerar o embate e a sucção da ação repetitiva das ondas. As algas marinhas fixadas sobre rochas sobrevivem às repetidas trações e pressões da ação das ondas por meio de uma combinação da poderosa aderência de estruturas especializadas (apreensórios) e da extrema flexibilidade dos seus talos. Os animais que vivem nesse ambiente se movem com a massa de água ou, como as algas, contam com mecanismos refinados de aderência, como as substâncias orgânicas viscosas das cracas e os pés musculosos das lapas. Uma diversidade comparável de especializações morfológicas é encontrada entre os invertebrados que toleram os perigos das turbulentas correntes de água doce.

2.7.1 Perigos, desastres e catástrofes: ecologia de eventos extremos

Os ventos e as marés são "perigos" diários normais na vida de muitos organismos. A estrutura e o comportamento desses organismos exibem alguns testemunhos da freqüência e intensidade de tais perigos na história evolutiva de suas espécies. Assim, a maioria das árvores resiste à força de muitas tempestades, sem tombar ou perder seus ramos vivos. A maioria das lapas, cracas e algas macroscópicas se prende firmemente às rochas, resistindo às forças das ondas e marés, normais e diárias. Podemos também reconhecer uma escala de forças causadoras de danos mais intensos (podemos chamá-las de "desastres"), que ocorrem ocasionalmente, mas com freqüência suficiente para contribuir com as forças da seleção natural. Quando uma força desse tipo se repete, ela encontra uma população que ainda guarda uma memória genética da seleção que atuou sobre seus ancestrais – e, por isso, sofre um impacto menor. Em florestas e comunidades arbustivas de zonas áridas, o fogo tem essa qualidade, e a tolerância do dano do fogo é uma resposta claramente evolutiva (ver Seção 2.3.6).

Quando os desastres atingem comunidades naturais, é muito raro que elas tenham sido estudadas minuciosamente antes do evento. Uma exceção é o ciclone "Hugo", que atingiu a ilha caribenha de Guadalupe em 1994. Ducrey e Labbé (1985, 1986) publicaram detalhadas descrições das densas florestas úmidas da ilha. O ciclone devastou as florestas com velocidades do vento cuja média das máximas foi de 270 km h^{-1} e rajadas de 320 km h^{-1}. Em 40 horas, a chuva ultrapassou os 300 mm. Os primeiros estágios de regeneração após o ciclone (Labbé, 1994) são respostas típicas de comunidades, estabelecidas na terra ou no mar, às forças massivas de destruição. Mesmo em comunidades "não-perturbadas", há uma contínua criação de clareiras com a morte de indivíduos (p. ex., árvores em uma floresta, algas macroscópicas em um costão rochoso) e a recolonização dos espaços que eles ocupavam (ver Seção 16.7). Após a devastação massiva por ciclones e outros desastres comuns, a recolonização segue quase o mesmo curso. As espécies que normalmente colonizam apenas clareiras naturais na vegetação chegam a dominar uma comunidade contínua.

Ao contrário das condições chamadas de "perigos" e "desastres", existem ocorrências naturais causadoras de enormes danos, embora sejam raras a ponto de não deixar efeito seletivo sobre a evolução das espécies. Pode-se chamar tais eventos de "catástrofes", como, por exemplo, a erupção vulcânica de Mt St Helens ou da ilha de Cracatoa. Na próxima erupção do Cracatoa, é improvável que haja quaisquer genes persistentes selecionados para tolerância a vulcões.

2.8 Poluição ambiental

Muitas condições que, lamentavelmente, se tornaram progressivamente importantes são devidas à acumulação de subprodutos tóxicos de atividades humanas. O dióxido de enxofre emitido por usinas elétricas e metais, como cobre, zinco e chumbo, acumulados junto às minas ou depositados ao redor de refinarias, são apenas alguns dos poluentes que limitam a distribuição dos organismos, em especial dos vegetais. Muitos desses poluentes ocorrem de modo natural, mas em concentrações baixas, e alguns, na verdade, são nutrientes essenciais para as plantas. Todavia, em locais poluídos, suas concentrações podem crescer até níveis letais. A perda de espécies é, muitas vezes, a primeira indicação de ocorrência da poluição, e mudanças na riqueza em espécies de um rio, lago ou área terrestre proporcionam bioensaios da intensidade da sua contaminação (ver, por exemplo, Lovett Doust *et al.*, 1994).

Ainda hoje é raro encontrar-se áreas, mesmo as mais poluídas, totalmente desprovidas de espécies; em geral, existem ao menos alguns indivíduos de poucas espécies que podem tolerar essas condições. Mesmo populações naturais de locais não-poluídos muitas vezes contêm uma freqüência baixa de indivíduos que toleram o poluente; isso é parte da variabilidade genética presente em populações naturais. Estes indivíduos podem ser os únicos a sobreviver ou colonizar à medida que aumentam os níveis do poluente. Eles podem, então, tornar-se os fundadores de uma população tolerante à qual transmitiram seus genes de "tolerância". Estas populações, por serem descendentes de apenas poucos fundadores, podem exibir diversidade genética extraordinariamente baixa (Figura 2.20). Além disso, as próprias espécies podem diferir

tolerantes raros

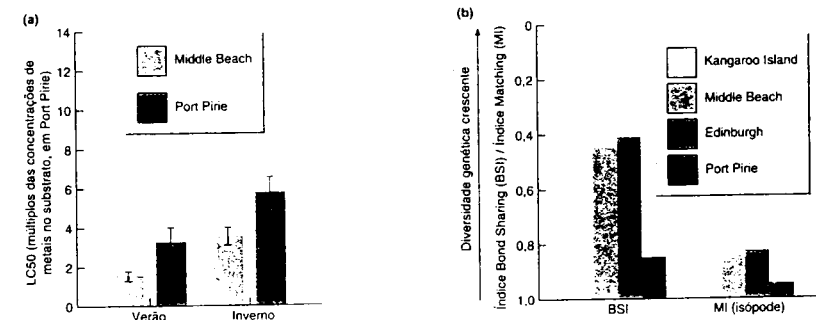



FIGURA 2.20 Resposta do isópode marinho, *Platynympha longicaudata*, à poluição ao redor da maior operação de fundição de chumbo do mundo, em Port Pirie, sul da Austrália. (a) A tolerância, significativamente mais alta ($P < 0{,}05$) do que para animais de um local-controle (não-poluído), tanto no verão como no inverno, foi medida pela concentração de metais no alimento (de uma combinação de chumbo, cobre, cádmio, zinco e manganês), suficiente para matar 50% da população (LC50). (b) A diversidade genética em Port Pirie, medida por dois índices de diversidade baseados em RAPDs (*random amplified polymorphic* DNA), foi significativamente mais baixa do que em três locais não-poluídos (segundo Ross *et al.*, 2002).

bastante quanto à capacidade de tolerar poluentes. Algumas plantas, por exemplo, são "hiperacumuladoras" de metais pesados – chumbo, cádmio e outros – com capacidade tanto de tolerar quanto de acumular concentrações muito mais altas do que o padrão (Brooks, 1998). Como resultado, tais plantas podem ter um papel importante na "biorremediação" (Salt *et al.*, 1998), removendo poluentes do solo, de modo que posteriormente outras espécies menos tolerantes podem ali crescer (assunto discutido mais adiante, na Seção 7.2.1).

Assim, em termos muito simples, um poluente tem um efeito duplo. Quando sua presença é recente ou se encontra em concentrações muito altas, haverá poucos indivíduos de cada uma das espécies presentes (as exceções serão as variantes, já tolerantes por natureza, ou seus descendentes imediatos). Contudo, é provável que, posteriormente, o local poluído suporte uma densidade de indivíduos muito mais alta, mas esses serão representativos de uma gama de espécies muito menor da que haveria na ausência do poluente. Tais comunidades recentemente desenvolvidas e pobres em espécies constituem agora uma parte estabelecida de ambientes que sofreram ações humanas (Bradshaw, 1987).

A poluição, evidentemente, pode ter seus efeitos bem distantes da fonte original (Figura 2.21). Os efluentes tóxicos de uma mina ou de uma usina podem penetrar em um curso de água e afetar sua flora e fauna por toda a sua extensão a jusante. Os efluentes de grandes complexos industriais podem poluir e alterar a flora e a fauna de muitos rios e lagos de uma região, assim como causar discussões internacionais.

Um notável exemplo de poluição é a formação de "chuva ácida", precipitando na Irlanda e na Escandinávia, a partir de atividades industriais em outros países. Desde a Revolução Industrial, a queima de combustíveis fósseis e a conseqüente emissão para a atmosfera de vários poluentes, em especial dióxido de enxofre, tem produzido um depósito de partículas ácidas secas e de chuva, que consiste essencialmente em ácido sulfúrico diluído. Nosso conhecimento sobre tolerâncias ao pH de espécies de diatomáceas permite construir, de maneira aproximada, a história do pH de um lago. A história da acidificação de lagos fica muitas vezes registrada na sucessão de espécies de diatomáceas acumuladas nos seus sedimentos (Flower *et al.*, 1994). A Figura 2.22, por exemplo, mostra como a composição em espécies de diatomáceas mudou em Lough Maam, Irlanda – distante dos principais distritos industriais. A porcentagem de espécies distintas de diatomáceas em profundidades diversas reflete a flora presente em épocas distintas do passado (quatro espécies são ilustradas). A idade das camadas de sedimento pode ser determinada pelo decaimento radioativo do chumbo-210 (e outros elementos). Conhecemos a tolerância ao pH de espécies de diatomáceas a partir da sua distribuição atual e isso pode ser usado para saber qual era o pH do lago no passado. Observe como as águas acidificaram desde aproximadamente 1900. As diatomáceas *Fragilaria virescens* e *Brachysira vitrea* tiveram um declínio acentuado durante esse período, e as ácido-tolerantes *Cymbella perpusilla* e *Frustulia rhomboides* aumentaram após 1900.

chuva ácida

2.9 Mudança global

No Capítulo 1, discutimos algumas das maneiras pelas quais os ambientes globais mudaram como conseqüência da deriva

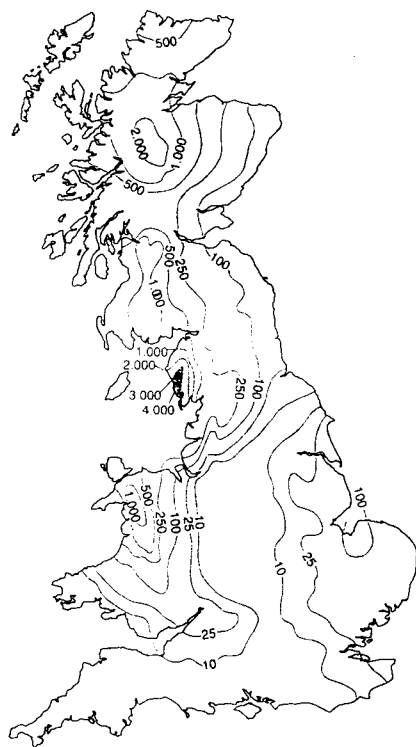



FIGURA 2.21 Um exemplo de poluição ambiental de longo alcance. A distribuição na Grã-Bretanha de partículas de césio radioativo (Bq m^{-2}) oriundas do acidente nuclear de Chernobyl, na União Soviética, em 1986. O mapa mostra a persistência do poluente em solos ácidos de regiões montanhosas, onde ele é reciclado através dos solos, plantas e animais. As ovelhas de áreas montanhosas continham mais césio-137 (^{137}Cs) em 1987 e 1988 (após reciclagem) do que em 1986. O ^{137}Cs tem uma vida-média de 30 anos! Em solos típicos de planície, ele é mais rapidamente imobilizado e não persiste nas cadeias alimentares (segundo NERC, 1990).

continental, em uma escala temporal longa, e como conseqüência de glaciações repetidas, em uma escala temporal mais curta. Durante essas escalas temporais, alguns organismos não conseguiram acomodar-se às mudanças e foram extintos. Outros migraram, de modo que continuam experimentando as mesmas condições, mas em um local diferente, e é provável que outros tenham alterado sua natureza (evoluído) e tolerado algumas das mudanças. Agora, voltamos a considerar as mudanças globais que estão ocorrendo em nossas próprias existências – conseqüências de nossas próprias atividades – e que, conforme predições da maioria dos cenários, acarretarão mudanças profundas na ecologia do planeta.

2.9.1 Gases industriais e o efeito estufa

Um importante elemento da Revolução Industrial foi a passagem do uso de combustíveis sustentáveis para o emprego do carvão (e, mais tarde, petróleo) como fonte de energia. Entre a metade do século XIX e a metade do século XX, a queima de combustíveis fósseis e o desmatamento extensivo acrescentaram cerca de 9×10^{10} toneladas de dióxido de carbono (CO_2) à atmosfera, e muito mais foi adicionado desde então. A concentração de CO_2 na atmosfera antes da Revolução Industrial (medida em gás retido em amostras de gelo) era de 280 ppm, um "pico" interglacial bem típico (Figura 2.23), mas ela aumentou para aproximadamente 370 ppm na virada do milênio e ainda está crescendo (ver Figura 18.22).

A radiação solar incidente sobre a atmosfera da Terra é em parte refletida, em parte absorvida e em parte transmitida através da superfície terrestre, que a absorve e se aquece. Parte dessa energia absorvida é irradiada de volta para a atmosfera, onde gases atmosféricos, principalmente vapor da água e CO_2, a absorvem (cerca de 70%). Essa energia, irradiada de novo e retida, é a que aquece a atmosfera, constituindo o chamado "efeito estufa". O efeito estufa era, na verdade, componente do ambiente normal antes da Revolução Industrial e foi responsável por parte do aquecimento ambiental, antes que a atividade industrial começasse a intensificá-lo. Naquela época, o vapor d'água atmosférico era responsável pela maior parcela do efeito estufa.

CO_2, mas não apenas CO_2

Além da intensificação do efeito estufa pelo aumento de CO_2, outros gases-traço têm aumentado de forma significativa na atmosfera, em especial o metano (CH_4) (Figura 2.24a; e compare-a com o registro histórico na Figura 2.23), o óxido nitroso (N_2O) e os clorofluorcarbonetos (CFCs, p. ex., triclorofluormetano [CCl_3F] e diclorodifluormetano [CCl_2F_2]). Esses e outros gases juntos contribuem para o aumento do efeito estufa quase tanto quanto a elevação de CO_2 (Figura 2.24b). O aumento em CH_4 não é totalmente explicado, mas é provável que ele tenha uma origem microbiana na agricultura intensiva em solos anaeróbicos (produção de arroz sensivelmente aumentada) e no processo digestivo de ruminantes (uma vaca produz cerca de 40 litros de CH_4 por dia); em torno de 70% da sua produção é antropogênica (Khalil, 1999). O efeito dos CFCs de refrigerantes, aerossóis propulsores, entre outros, é potencialmente grande, mas acordos internacionais ao menos parecem ter detido novos crescimentos de suas concentrações (Khalil, 1999).

É possível fazer um balanço que mostra como o CO_2 produzido por atividades humanas se traduz em mudanças na concentração da atmosfera. A cada ano, as atividades humanas liberam 5,1 a $7,5 \times 10^9$ toneladas métricas de carbono

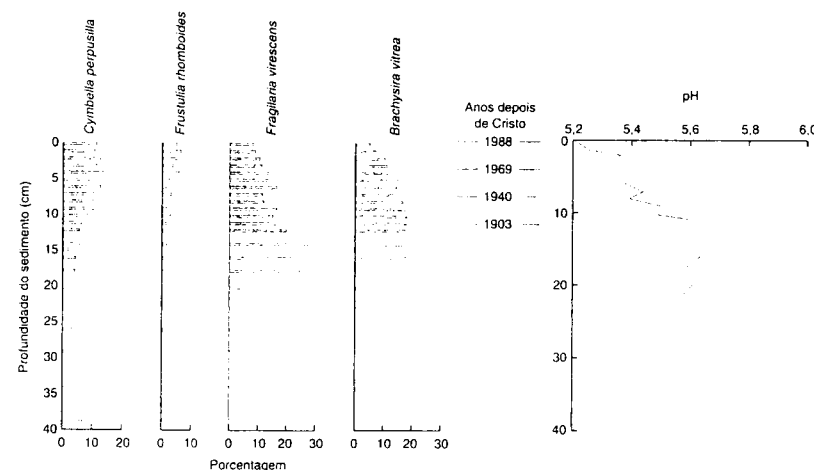



FIGURA 2.22 A história de diatomáceas de um lago irlandês (Lough Maam, município de Donegal) pode ser estudada por meio da coleta de amostras de sedimento do fundo do lago. A porcentagem de várias espécies de diatomáceas a diferentes profundidades reflete a flora presente em vários períodos no passado (quatro espécies estão ilustradas nesta figura). A idade das camadas do sedimento pode ser determinada pelo decaimento radioativo do chumbo-210 (e de outros elementos). Conhecendo a tolerância ao pH das espécies de diatomáceas a partir da sua distribuição atual, podemos estimar qual era o pH do lago no passado. Observe como as águas do lago têm sido acidificadas desde 1900, aproximadamente. As populações das diatomáceas *Fragilaria virescens* e *Brachysira vitrea* diminuíram de modo abrupto durante esse período, e as populações das espécies tolerantes à acidez, *Cymbella perpusilla* e *Frustulia rhomboides*, aumentaram (segundo Flower *et al.*, 1994).

para a atmosfera. Porém, o aumento em CO_2 atmosférico (2,9 $\times 10^9$ toneladas métricas) é responsável por apenas 60% desse total, uma porcentagem que tem permanecido constante por

FIGURA 2.23 Concentrações de CO_2 e metano (CH_4) em gás retido em amostras de gelo de Vostok, Antártica, depositado nos últimos 420.000 anos. As temperaturas estimadas estão muito correlacionadas com essas concentrações. Assim, as transições entre épocas glaciais e quentes ocorreram há cerca de 335.000, 245.000, 135.000 e 18.000 anos. AP = antes do presente; ppb = partes por bilhão; ppm = partes por milhão (segundo Petit *et al.*, 1999; Stauffer, 2000).

40 anos (Hansen et al., 1999). Os oceanos absorvem CO_2 da atmosfera, e estima-se que sua capacidade de absorção seja de 1,8 a $2,5 \times 10^9$ toneladas métricas do carbono liberado por atividades humanas. Análises recentes também indicam que a vegetação terrestre tem sido "fertilizada" pelo aumento em CO_2 atmosférico, de modo que uma quantidade considerável de carbono fica retida na biomassa da vegetação (Kicklighter et al., 1999). Apesar desse abrandamento do desastre pelos oceanos e pela vegetação terrestre, o CO_2 atmosférico e o efeito estufa estão aumentando. Na Seção 18.4.6, retornaremos ao tema dos estoques globais de carbono.

2.9.2 Aquecimento global

Iniciamos este capítulo discutindo a temperatura, avançamos para outras condições ambientais até os poluentes e agora voltamos para a temperatura, devido aos efeitos desses poluentes sobre as temperaturas globais. Acredita-se que a temperatura atual do ar na superfície da Terra esteja 0,6 ± 0,2°C mais elevada do que no período pré-industrial (Figura 2.25) e que ela continuará a subir entre 1,4 e 5,8°C até o ano 2100 (IPCC, 2001). Tais mudanças provavelmente resultarão no derretimento das calotas polares, com conseqüente aumento no nível do mar, e em grandes mudanças no padrão climático glo-

FIGURA 2.24 (a) Concentração de metano (CH_4) na atmosfera durante o século XX. (b) Estimativas de aquecimento global no período de 1850 a 1990 causado por CO_2 e outros gases-estufa importantes (segundo Khalil, 1999).

bal e na distribuição das espécies. As predições de aquecimento global resultante do aumento do efeito estufa provêm de duas fontes: (i) sofisticados modelos por computador ("modelos de circulação geral") que simulam o clima mundial; e (ii) tendências detectadas em conjuntos de dados medidos, incluindo a largura dos anéis de crescimento de árvores, registros do nível do mar e medidas da taxa de retração de geleiras.

Não é surpreendente que os diversos modelos de circulação global divirjam em suas predições sobre a elevação da temperatura global, resultante de aumentos previstos em CO_2. Entretanto, a maioria das predições baseadas em tais modelos varia apenas de 2,3 a 5,2°C (a maior parte da variação fica por conta da maneira pela qual são modelados os efeitos da cobertura de nuvens), e uma elevação de 3 a 4°C nos próximos 100 anos parece um valor razoável como ponto de partida para fazer projeções sobre efeitos ecológicos (Figura 2.26).

No entanto, os regimes térmicos são apenas uma parte do conjunto de condições que determinam os locais de ocorrência dos organismos. Infelizmente, depositamos muito menos confiança em projeções de precipitação e evaporação, pois é muito difícil incorporar bons modelos de comportamento das massas de nuvens a um modelo geral de clima. Se considerarmos apenas a temperatura como uma variável relevante, poderíamos projetar uma elevação de 3°C, assemelhando o clima de Londres (Reino Unido) ao de Lisboa (Portugal) (com vegetação apropriada de oliveiras, videiras, *Bougainvillea* e vegetação arbustiva de clima semi-árido). Porém, com um pouco mais de chuvas, essa zona seria quase subtropical e, com um pouco menos, ela poderia ser qualificada como árida!

Da mesma forma, o aquecimento global não é distribuído uniformemente sobre a superfície da Terra. A Figura 2.27 mostra as alterações medidas nas tendências da temperatura da superfície do globo ao longo de 46 anos, no período de 1951 a 1997. Nesse período, áreas da América do Norte (Alasca) e da Ásia experimentaram crescimento de 1,5 a 2°C, e as predições indicam que esses locais continuarão experimentando um aquecimento mais rápido na primeira metade do século XXI. Em algumas regiões, a temperatura aparentemente não mudou (Nova York, por exemplo) e não deve se alterar muito nos próximos 50 anos. Existem também algumas áreas, em especial a Groenlândia e o norte do Oceano Pacífico, onde as temperaturas da superfície da Terra têm caído.

Enfatizamos, também, que a distribuição de muitos organismos é determinada por extremos ocasionais, e não por condições médias. As projeções modeladas por computador indicam que as mudanças climáticas globais produzirão também maior variação na temperatura. Timmerman e colaboradores (1999), por exemplo, modelaram o efeito do aquecimento-estufa sobre a ENSO (ver Seção 2.4.1). Segundo suas previsões, o clima médio na região tropical do Pacífico deve mudar para aquele atualmente representado pelo estado do El Niño (mais quente), mas a variabilidade interanual deve aumentar, com inclinação mais acentuada para eventos extraordinariamente frios.

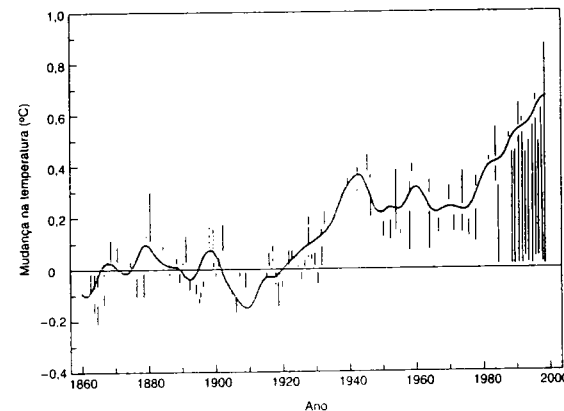



FIGURA 2.25 Variações anuais globais na temperatura da superfície da Terra, de 1860 a 1998. As barras mostram desvios da média no final do século XIX. A curva representa uma média móvel obtida pelo uso de um filtro de 21 anos. As temperaturas globais médias atuais são mais altas do que em qualquer período desde 1400 (segundo Saunders, 1999).

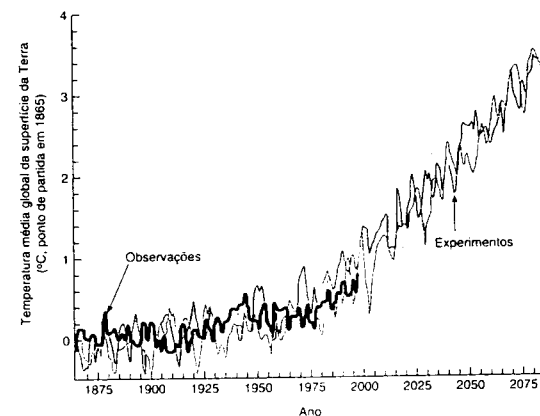



FIGURA 2.26 Elevação na temperatura média global da superfície da Terra, projetada pelo modelo global acoplado (isto é, tanto os oceanos como a atmosfera são modelados) da variabilidade e mudança do clima em uso no Laboratório Geofísico de Dinâmica dos Fluidos, Princeton, EUA. Os aumentos em gases-estufa observados são usados para o período de 1865 a 1990 (e claramente as projeções correspondem à tendência observada na temperatura); após esse período, admite-se para os gases-estufa um aumento de 1% ao ano. Uma vez que o modelo simula o comportamento global dos oceanos e da atmosfera, o comportamento exato depende da situação inicial do sistema. Os três "experimentos" foram iniciados a partir de situações diferentes (segundo Delworth *et al.*, 2002).

Como já vimos, as temperaturas globais variaram de forma natural no passado. Atualmente, estamos nos aproximando do final de um dos períodos de aquecimento, que teve início há 20 mil anos, e durante o qual as temperaturas globais aumentaram em até 8°C. O efeito estufa soma-se ao aquecimento global em uma época em que as temperaturas já estão mais altas do que estavam durante os últimos 400 mil anos. O pólen encontrado em sedimentos fornece uma evidência das mudanças na vegetação ocorridas no passado e mostra que os limites das florestas norte-americanas têm migrado para o norte a taxas de 100 a 500 m ano^{-1} desde o último período glacial. No entanto, essa taxa de avanço não tem sido suficientemente rápida para acompanhar o aquecimento pós-glacial. As predições sugerem que a taxa de aquecimento resultante do efeito estufa será 50 a 100 vezes mais rápida do que o aquecimento pós-glacial. Assim, de todos os tipos de poluição am-

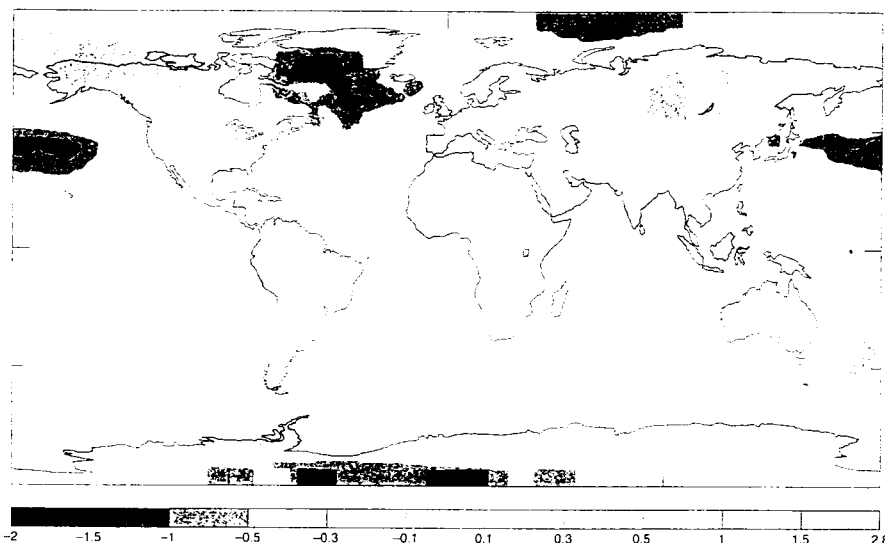



FIGURA 2.27 Alterações na temperatura da superfície do globo, expressas como a tendência linear durante 46 anos, no período de 1951 a 1997. A barra abaixo mostra a amplitude de variação na temperatura em °C (de Hansen *et al.*, 1999).

biental causada pelas atividades humanas, nenhum pode ter efeitos tão profundos como o aquecimento global. Podemos esperar alterações latitudinais e altitudinais na distribuição das espécies e extinções por toda a parte à medida que as floras e faunas não conseguirem acompanhar a taxa de mudança nas temperaturas do planeta (Hughes, 2000). Além disso, grandes extensões de terra, sobre as quais a vegetação poderia avançar e recuar, têm sido fragmentadas no processo de civilização, colocando importantes barreiras ao avanço vegetacional. Será uma surpresa muito grande se várias espécies não desaparecerem nesse processo.

Uma condição é um fator ambiental abiótico que influencia o funcionamento dos organismos vivos. Em geral, podemos reconhecer um nível ótimo, no qual um organismo exibe o melhor desempenho. Basicamente, deveríamos definir "melhor desempenho" do ponto de vista evolutivo, mas, na prática, em geral medimos o efeito das condições sobre alguma propriedade-chave, como a atividade de uma enzima ou a taxa de reprodução.

O nicho ecológico não é um local de um organismo, mas um resumo de suas tolerâncias a condições e exigências de recursos. O conceito moderno – hipervolume *n*-dimensional, segundo Hutchinson – também distingue nichos fundamental e realizado.

A temperatura é discutida em detalhe como uma condição típica e, talvez, a mais importante. Nos extremos superiores e inferiores de temperatura, os organismos acusam prejuízos de funcionamento e, por fim, morrem. Entre os extremos, onde existe um ótimo, eles respondem com uma amplitude funcional, embora essas respostas possam estar sujeitas à adaptação evolutiva e à aclimatização mais imediata.

As taxas de processos biológicos enzimáticos muitas vezes crescem exponencialmente com a temperatura (com freqüência, $Q_{10} \approx 2$), mas para taxas de crescimento e desenvolvimento muitas vezes existem apenas leves desvios da linearidade: a base para o conceito grau-dia. Uma vez que o desenvolvimento em geral aumenta mais rapidamente com a temperatura do que o crescimento, o tamanho final tende a decrescer com a elevação da temperatura. As tentativas para descobrir regras universais de dependência da temperatura permanecem um tema de controvérsia.

Explicamos as diferenças e as semelhanças entre organismos endotérmicos e ectotérmicos em especial quanto às suas respostas a uma faixa de temperaturas.

Examinamos variações sobre a superfície da Terra e no interior dela, com uma diversidade de causas: efeitos latitudi-

nais, altitudinais, continentais, sazonais, diários e microclimáticos, bem como os efeitos da profundidade no solo e na água. Cada vez mais, tem-se tornado aparente a importância de padrões temporais de médio prazo. Entre esses, são dignos de nota a *El Niño-Southern Oscillation* (ENSO) e a *North Atlantic Oscillation* (NAO).

Existem muitos exemplos de distribuições de plantas e animais que estão correlacionadas de forma significativa com alguns aspectos da temperatura do ambiente, mas que não provam que a temperatura determina diretamente os limites de distribuição de uma espécie. As temperaturas medidas raramente são aquelas que os organismos experimentam. Para muitas espécies, as distribuições são atribuídas menos às temperaturas médias do que aos extremos ocasionais; e os efeitos da temperatura podem ser determinados amplamente pelas respostas de outros membros da comunidade ou por interações com outras condições.

Muitas outras condições ambientais também são discutidas: o pH do solo e da água, a salinidade, as condições no limite entre o mar e o continente e as forças físicas de ventos, de ondas e de correntes. São feitas distinções entre riscos, desastres e catástrofes.

Muitas condições ambientais estão se tornando gradativamente importantes, devido à acumulação de subprodutos tóxicos de atividades humanas. Um exemplo significativo é a criação de "chuva ácida". Um outro exemplo é a influência de gases industriais sobre o efeito estufa e os efeitos conseqüentes sobre o aquecimento global. Uma elevação projetada de 3 a 4°C para os próximos 100 anos parece um valor razoável como ponto de partida para projeções de efeitos ecológicos, embora o aquecimento global não seja uniformemente distribuído sobre a superfície da Terra. Essa taxa é 50 a 100 vezes mais rápida do que o aquecimento pós-glacial. Devemos esperar mudanças latitudinais e altitudinais nas distribuições de espécies e extinções de floras e faunas.

Capítulo 3
Recursos

3.1. Introdução

o que são recursos?

Segundo Tilman (1982), todas as coisas consumidas por um organismo são seus recursos. Porém, consumir não significa simplesmente "comer". Abelhas e esquilos não comem tocas, mas uma toca ocupada não fica mais disponível para outra abelha ou outro esquilo, exatamente como um átomo de nitrogênio, o néctar ou uma porção de bolotas* não é mais disponível para outros consumidores. De maneira similar, fêmeas que já acasalaram podem não estar disponíveis para outros machos. Todos esses recursos são consumidos, no sentido que o estoque ou suprimento é reduzido. Desse modo, recursos são entidades exigidas por um organismo cujas quantidades podem ser reduzidas pela sua atividade.

os organismos podem competir por recursos

As plantas verdes realizam a fotossíntese e obtêm energia e matéria para o seu crescimento e reprodução a partir de materiais inorgânicos. Seus recursos são a radiação solar, o dióxido de carbono, a água e os nutrientes minerais. Os organismos "quimiossintéticos", como muitas das arqueobactérias, obtêm energia pela oxidação do metano, de íons de amônio, do ácido sulfídrico ou do ferro ferroso; eles vivem em ambientes, tais como fontes hidrotermais e fendas marinhas profundas e usam recursos que eram muito mais abundantes durante as fases iniciais da vida na Terra. Todos os outros organismos utilizam os corpos de outros organismos como recurso alimentar. Em cada caso, o que foi consumido não é mais disponível para outro consumidor. O coelho consumido por uma águia não é mais disponível para outra águia. O *quantum* de radiação solar absorvido e assimilado como produto da fotossíntese por uma folha não é mais disponível para outra folha. Isso tem uma conseqüência importante: os organismos podem *competir* entre si para conquistar uma porção de um recurso limitado – um tópico a ser tratado no Capítulo 5.

* N. de T. Bolota é um tipo de fruto, característico de representantes da família Fagaceae, como o carvalho europeu (*Quercus robur*), por exemplo.

Uma grande parte da ecologia diz respeito ao agrupamento de recursos inorgânicos pelas plantas verdes e ao reagrupamento desses conjuntos em cada estágio sucessivo, em uma teia de interações consumidor-recurso. Neste capítulo, iniciamos com os recursos de vegetais e enfocamos aqueles mais importantes na fotossíntese: radiação e CO_2. Esses recursos, juntos, promovem o crescimento dos indivíduos vegetais, que, coletivamente, determinam a *produtividade primária* de áreas de terra (ou de volumes de água): a taxa, por unidade de área, em que as plantas produzem biomassa. Os padrões de produtividade primária serão examinados no Capítulo 17. Relativamente pouco espaço neste capítulo é reservado ao alimento como um recurso para animais, simplesmente porque uma série de capítulos posteriores (9 a 12) é dedicada à ecologia de predadores, de pastadores, de parasitos e de saprótrofos (os consumidores e decompositores de organismos mortos). Este capítulo, então, encerra onde o anterior começa: com o nicho ecológico, adicionando dimensões de recursos às dimensões de condições que já conhecemos.

3.2 Radiação

A radiação solar é a única fonte de energia que pode ser usada por plantas verdes em atividades metabólicas. Ela chega até a planta como um fluxo de radiação do sol, seja diretamente difundida por uma trajetória maior ou menor na atmosfera ou após ser refletida ou transmitida por outros objetos. A fração direta é maior em latitudes baixas (Figura 3.1). Além disso, na maior parte do ano, em climas temperados, e durante o ano inteiro, em climas áridos, o dossel de comunidades terrestres não cobre a superfície do solo, de modo que a maior parte da radiação incide sobre ramos desprovidos de folhas ou solo descoberto.

o destino da radiação

Quando uma planta intercepta a energia radiante, esta pode ser refletida (com seu comprimento de onda inalterado), transmitida (após haver perdido algumas faixas de ondas) ou absorvida. Parte da fração que é absorvida pode elevar a temperatura da planta e ser irradiada novamente com comprimentos de onda muito mais longos; em plantas terrícolas, parte pode contribuir ao calor latente de evaporação da água e, assim, impulsionar a corrente de transpiração. Uma parte pequena pode chegar até os cloroplastos e ativar o processo de fotossíntese (Figura 3.2).

FIGURA 3.1 Mapa global da radiação solar absorvida anualmente no sistema atmosfera-Terra feito a partir de dados obtidos com um radiômetro do satélite meteorológico Nimbus 3. As unidades são J cm^{-2} min^{-1} (segundo Raushke *et al.*, 1973).

Durante a fotossíntese, a energia radiante é convertida em compostos químicos de carbono ricos em energia, que subseqüentemente serão decompostos na respiração (seja pela própria planta ou por organismos que a consomem). No entanto, a radiação é perdida de modo irreversível para a fotossíntese, a menos que seja capturada e fixada quimicamente no mesmo instante que incide sobre a folha. A energia radiante que foi fixada na fotossíntese passa apenas uma vez pela Terra. Isso é exatamente o contrário do que ocorre com um átomo de nitrogênio ou carbono ou uma molécula de água, que podem ser usados repetidas vezes por infinitas gerações de organismos, por meio de um processo de ciclagem.

A radiação solar é um recurso contínuo: um espectro de comprimentos de onda diferentes. Porém, o aparelho fotossintético é capaz de ter acesso à energia de apenas uma faixa restrita desse espectro. Todas as plantas verdes dependem da clorofila e de outros pigmentos para a fixação fotossintética de carbono; esses pigmentos fixam a radiação na faixa de ondas entre 400 e 700 nm, aproximadamente. Essa é a faixa da "radiação fotossinteticamente ativa" (PAR, do inglês – *photosynthetically active radiation*). Ela corresponde, de modo geral, à região do espectro visível do olho humano, que denominamos "luz". Cerca de 56% da radiação incidente sobre a superfície terrestre situam-se fora do intervalo da PAR e, desse modo, não estão disponíveis como um recurso para as plantas verdes. Em outros organismos, existem pigmentos, como bacterioclorofila em bactérias, por exemplo, que realizam fotossíntese fora do intervalo da PAR das plantas verdes.

3.2.1 Variações na intensidade e qualidade da radiação

A razão principal de as plantas raramente atingirem a sua capacidade fotossintética intrínseca é que a intensidade de radiação varia continuamente (Figura 3.3). A morfologia e a fisiologia vegetais ótimas para a fotossíntese a uma determinada intensidade de radiação em geral serão inapropriadas a uma outra intensidade. Em hábitats terrestres, as folhas vivem sob um regime de radiação que varia durante o dia e o ano; além disso, elas vivem em um ambiente de outras folhas, que modifica a quantidade e a qualidade da radiação recebida. Como acontece com todos os recursos, o suprimento de radiação pode variar sistemática (diariamente, anualmente) e assistematicamente. Mais isso não significa apenas que a intensidade de radiação é uma proporção maior ou menor de um valor máximo sob o qual a fotossíntese seria mais produtiva. Sob intensidades altas, pode ocorrer *foto-inibição* da fotossíntese (Long *et al.*, 1994), de tal modo que a taxa de fixação de carbono decresce com intensidade de radiação crescente. Intensidades altas de radiação podem também levar a um superaquecimento perigoso das plantas. A radiação é essencial para as plantas, mas elas podem ter tanto excesso como escassez desse recurso.

Os ritmos anuais e diários são variações sistemáticas da radiação solar (Figura 3.3a, b). A planta verde experi-

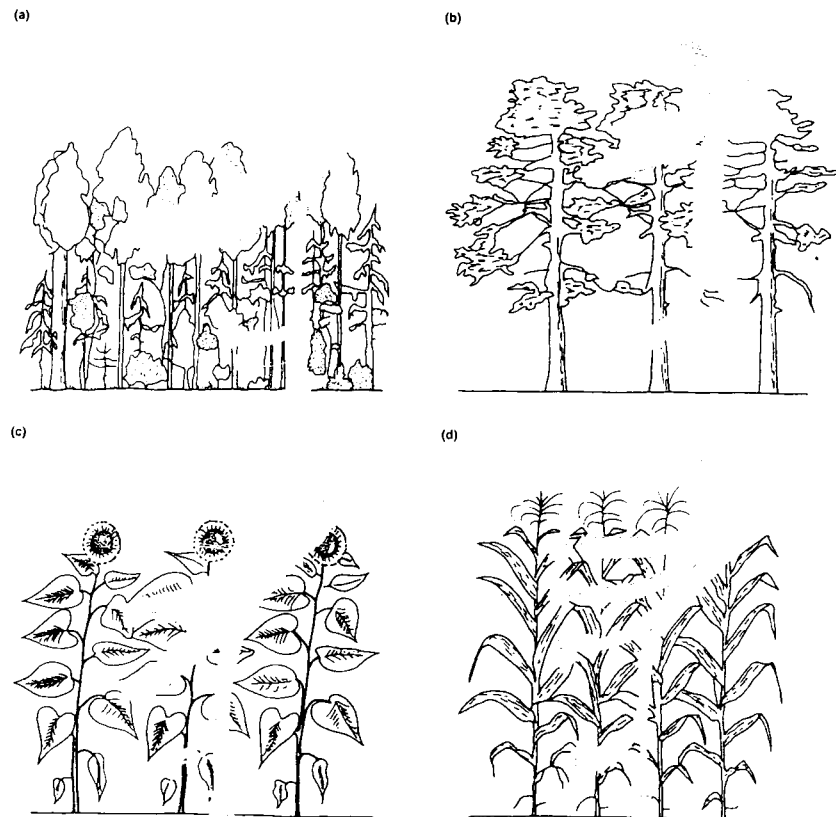



FIGURA 3.2 Reflexão (R) e atenuação da radiação solar incidindo sobre comunidades vegetais distintas. As setas mostram as porcentagens de radiação incidente atingindo diferentes níveis na vegetação. (a) Uma floresta boreal mista de bétula e espruce; (b) uma floresta de pinheiro; (c) uma lavoura de girassol; e (d) uma lavoura de milho. Essas figuras representam dados obtidos em determinadas comunidades e é possível ocorrer uma grande variação, dependendo do estágio de crescimento do dossel da floresta ou da lavoura, do período do dia e da época em que as medições foram feitas (segundo Larcher, 1980, e outras fontes).

menta períodos de escassez e excesso de seu recurso luminoso a cada 24 horas (exceto perto dos pólos), bem como estações de escassez e excesso a cada ano (exceto nos trópicos). Em hábitats aquáticos, a redução da intensidade de radiação de acordo com a profundidade da coluna d'água (Figura 3.3c) é uma variação adicional, sistemática e previsível, embora o grau desse fenômeno possa variar bastante. Por exemplo, diferenças na claridade da água explicam porque certas "angiospermas marinhas" (*seagrass*)* podem crescer sobre substratos sólidos a cerca de 90 m abaixo da superfície no oceano aberto relativamente improdutivo, e macrófitas de água doce raramente crescem em profundidades abaixo de 10 m (Sorrell *et al.*, 2001). Estas com freqüência habitam apenas locais bem mais rasos, em grande

* N. de T. Na verdade, não se tratam de gramíneas (família Poaceae), mas sim de representantes da família Potamogetonaceae.

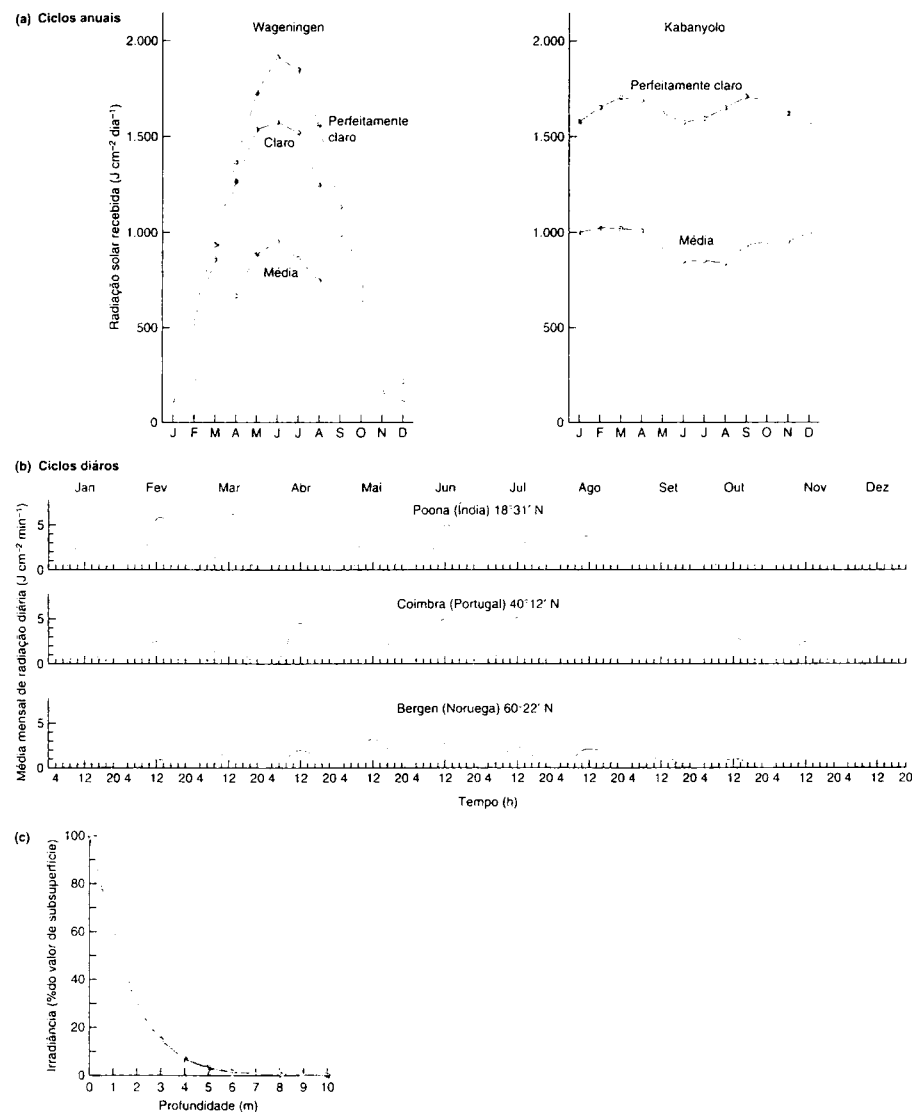



FIGURA 3.3 (a) Totais diários de radiação solar recebida durante o ano em Wageningen (Holanda) e Kabanyolo (Uganda). (b) Média mensal de radiação diária registrada em Poona (Índia), Coimbra (Portugal) e Bergen (Noruega) (a, b, de Wit, 1963, e outras fontes). (c) Diminuição exponencial da intensidade de radiação em um hábitat de água doce (Burrinjuck Dam, Austrália) (de Kirk, 1994).

parte devido às diferenças nas concentrações de partículas suspensas e também ao fitoplâncton (ver a seguir).

O modo pelo qual um organismo reage à variação, sistemática e previsível, no suprimento de um recurso reflete sua fisiologia atual e sua evolução passada. Em regiões temperadas, a abscisão sazonal das folhas pelas árvores decíduas em parte é um reflexo do ritmo anual na intensidade de radiação – elas caem quando são menos úteis. Como conseqüência, uma espécie perenifólia de sub-bosque pode passar por uma mudança sistemática adicional, pois o ciclo sazonal de produção foliar do dossel determina a radiação que permanece para penetrar no sub-bosque. O movimento diário de folhas em muitas espécies também provoca mudanças na intensidade e na direção da radiação incidente.

Variações menos sistemáticas no ambiente de radiação de uma folha são causadas pela natureza e pela posição de folhas vizinhas. Cada dossel, cada planta e cada folha intercepta a radiação, criando uma zona de esgotamento de recurso (RDZ; *resource-depletion zone*) – uma faixa móvel de sombra sobre outras folhas da mesma planta ou de outras. Na zona mais profunda sob o dossel, as sombras tornam-se menos definidas, porque grande parte da radiação perde sua direção original, por difusão e reflexão.

A vegetação submersa de hábitats aquáticos está submetida a um efeito de sombra, provavelmente muito menos sistemático, apenas porque ela é movida pelo fluxo da água, embora a vegetação flutuante, em especial de açudes ou lagos, tenha um efeito profundo e invariável sobre o regime de radiação abaixo dela. As células do fitoplâncton mais próximas da superfície também provocam sombra nas células abaixo delas, de modo que a redução da intensidade com a profundidade é tanto maior quanto maior for a densidade do fitoplâncton. A Figura 3.4, por exemplo, mostra o declínio na penetração da luz, medida a uma profundidade fixa em um sistema construído em laboratório, utilizando uma população da alga verde unicelular *Chlorella vulgaris*, por um período superior a 12 dias (Huisman, 1999).

variações em qualidade e quantidade

A composição da radiação que passou através de folhas em um dossel ou através de um corpo d'água é também alterada. Fotossinteticamente, isso pode ser menos vantajoso, pois o componente da radiação fotossinteticamente ativa foi reduzido – embora tais reduções possam também impedir a foto-inibição e o superaquecimento. A Figura 3.5 mostra um exemplo da variação com a profundidade em um hábitat de água doce.

As principais diferenças entre espécies terrícolas, em sua reação às variações sistemáticas na intensidade da radiação, são aquelas que evoluíram entre "espécies de sol" e "espécies de sombra". Em geral, as espécies vegetais características de hábitats sombreados usam a radiação em intensidades baixas com mais eficiência do que as espécies de sol, mas o inverso é verdadeiro em intensidades altas (Figura 3.6). Parte da diferença entre elas reside na fisiologia das folhas, mas a morfologia das plantas também influencia a eficiência com a qual a radiação é capturada. As folhas de plantas de sol em geral ficam expostas ao sol do meio-dia em ângulos agudos (Poulson e DeLucia, 1993). Isso propaga um feixe incidente de radiação sobre uma área foliar mais ampla e efetivamente reduz sua intensidade. Uma intensidade de radiação superótima para a fotossíntese, quando atinge uma folha a 90°, pode, portanto, ser ótima para uma folha inclinada em um ângulo agudo. As folhas de plantas de sol com freqüência estão sobrepostas em um dossel multiestratificado. Sob luz solar brilhante, mesmo as folhas sombreadas em camadas inferiores podem ter taxas positivas de fotossíntese líquida. As plantas de sombra em geral possuem folhas com disposição mais ou menos horizontal, formando uma copa uniestratificada.

FIGURA 3.4 O aumento da densidade populacional (•) da alga verde unicelular, *Chlorella vulgaris*, em cultura de laboratório, reduziu a penetração da luz (□ = intensidade luminosas a uma profundidade fixa). As barras indicam os desvios-padrão, que estão omitidos quando menores do que os símbolos (segundo Huisman, 1999).

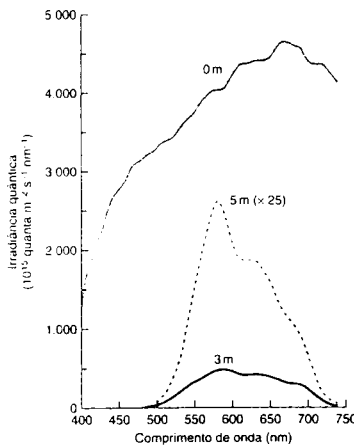



FIGURA 3.5 Variação da distribuição espectral da radiação, de acordo com a profundidade do Lago Burley Griffin, Austrália. Observe que a radiação fotossinteticamente ativa se situa principalmente dentro da faixa de 400 a 700 nm (segundo Kirk, 1994).

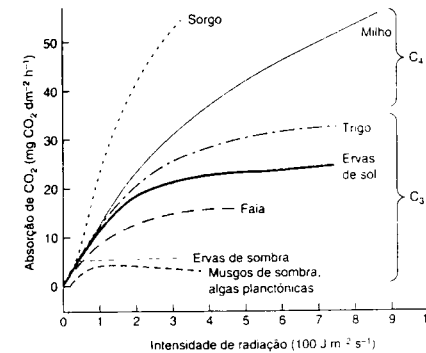



FIGURA 3.6 Resposta da fotossíntese à intensidade luminosa em plantas diferentes, sob temperaturas ótimas e com um suprimento natural de CO_2. Observe que o milho e o sorgo são plantas C_4, e as demais espécies são C_3 (os termos são explicados nas Seções 3.3.1 e 3.3.2 (segundo Larcher, 1980, e outras fontes).

folhas de sol e folhas de sombra

Ao contrário dessas diferenças "estratégicas", pode também acontecer que, durante o crescimento da planta, as suas folhas desenvolvam-se diferentemente como uma resposta "tática" ao ambiente de radiação. Isso muitas vezes leva à formação de "folhas de sol" e "folhas de sombra" dentro da mesma planta. As folhas de sombra em gerla são menores, mais espessas, possuem mais células por unidade de área, venação mais densa, disposição mais densa dos cloroplastos e maior peso seco por unidade de área foliar. Essas manobras táticas, então, tendem a ocorrer não na planta toda, mas ao nível da folha individual ou mesmo em suas partes, o que, todavia, demanda tempo. Para formar folhas de sol ou de sombra como uma resposta tática, a planta, sua gema ou a folha em desenvolvimento deve perceber o ambiente e responder a ele, formando uma folha com uma estrutura apropriada. Por exemplo, é impossível a planta mudar sua forma com rapidez suficiente para acompanhar as mudanças na intensidade de radiação entre um dia nublado e um dia claro. No entanto, ela pode mudar rapidamente sua taxa de fotossíntese, reagindo mesmo à passagem de um feixe de luz solar. A taxa na qual uma folha fotossintetiza também depende das demandas de outras partes com crescimento vigoroso. Mesmo quando as condições são ideais, a fotossíntese pode ser reduzida, se não houver demanda de seus produtos.

variação de pigmentos em plantas aquáticas

Em hábitats aquáticos, grande parte da variação entre as espécies é atribuída às diferenças em pigmentos fotossintéticos, que contribuem significativamente para a utilização precisa dos comprimentos de onda da radiação (Kirk, 1994). Dos três tipos de pigmentos – clorofila, carotenóides e biliproteínas – todas as plantas fotossintéticas contêm os dois primeiros, mas muitas algas também contêm biliproteínas. Quanto às clorofilas, todas as plantas superiores possuem clorofilas *a* e *b*, mas muitas algas têm somente clorofila *a*, e algumas têm clorofila *a* e *c*. A Figura 3.7 ilustra exemplos dos espectros de absorção de muitos pigmentos, e sua relação com os espectros de absorção contrastantes de vários grupos de plantas aquáticas e com as diferenças de distribuição (de acordo com a profundidade) entre grupos de plantas aquáticas. Kirk (1994) faz uma apreciação detalhada da evidência das ligações diretas entre pigmentos, desempenho e distribuição.

3.2.2 Fotossíntese líquida

A taxa de fotossíntese é uma medida bruta da taxa em que uma planta captura energia radiante e a fixa em compostos de carbono. Entretanto, muitas vezes, é mais importante considerar o ganho líquido, pois esse é muito mais fácil de medir. A fotossíntese líquida é o aumento (ou diminuição) de matéria seca resultante da diferença entre a fotossíntese bruta e as perdas devido à respiração e à morte de partes da planta (Figura 3.8).

o ponto de compensação

A fotossíntese líquida é negativa no escuro, quando a respiração supera a fotossíntese, e aumenta com a intensidade da PAR. O *ponto de compensação* é a intensidade de PAR em que o ganho da fotossíntese bruta compensa exatamente as perdas por respiração e por outros motivos. As folhas de espécies de sombra tendem a exibir taxas de respiração mais baixas do que as folhas de espécies de sol. Assim, quando ambas crescem à sombra, a fotossíntese líquida de espécies de sombra é maior do que a de espécies de sol.

capacidade fotossintética

Existe uma variação de quase 100 vezes na *capacidade fotossintética* de folhas (Mooney e Gulmon, 1979). Essa é a taxa de fotossíntese quando a radiação incidente atinge o nível de saturação, a temperatura é ótima, a umidade relativa é alta e as concentrações de CO_2 e oxigênio são normais. Quando as folhas de espécies distintas são comparadas sob essas condições ideais, as com capacidade fotossintética mais alta são em geral aquelas de ambientes onde nutrientes,

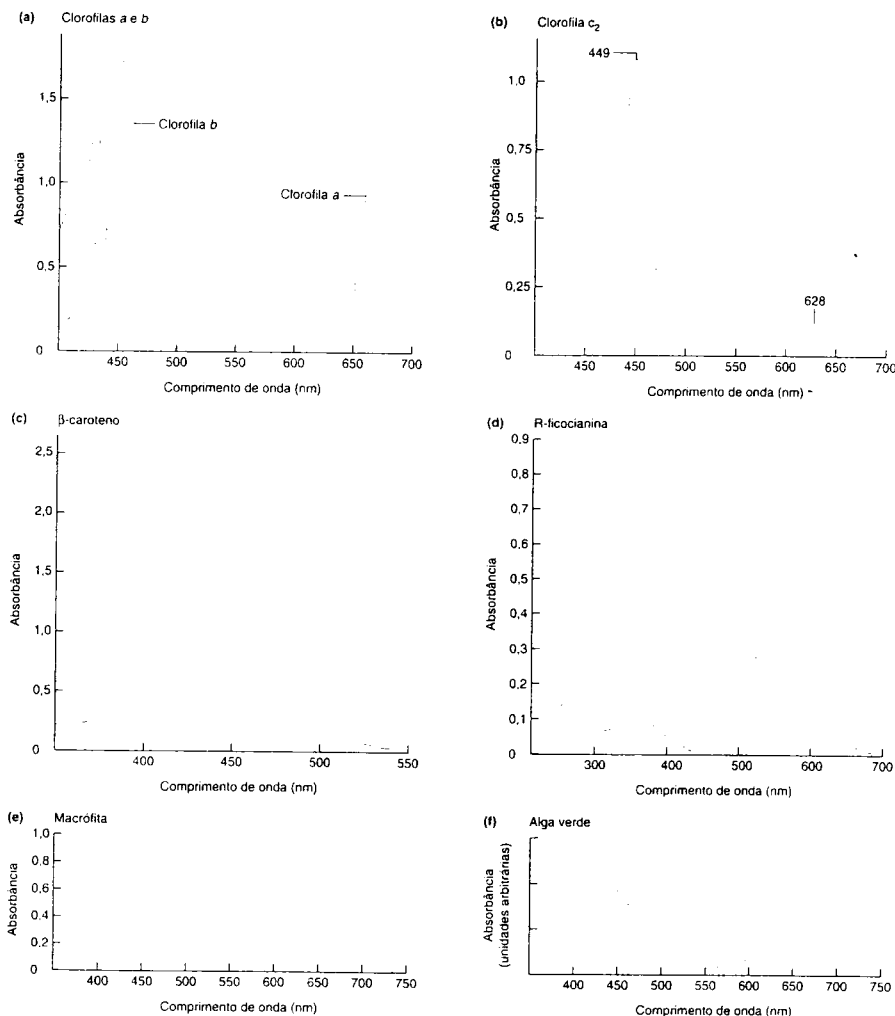



FIGURA 3.7 (a) Espectros de absorção das clorofilas *a* e *b*. (b) Espectro de absorção da clorofila c_2. (c) Espectro de absorção do β-caroteno. (d) Espectro de absorção da biliproteína, R-ficocianina. (e) Espectro de absorção de um pedaço de folha da macrófita de água doce *Vallisneria spiralis*, coletada no Lago Ginnindera, Austrália. (f) Espectro de absorção da alga planctônica *Chlorella pyrenoidos* (verde). (*continua*)

água e radiação raramente são limitantes (ao menos durante a estação de crescimento). Entretanto, são incluídas muitas plantas de lavoura e as ervas daninhas que crescem com elas. As espécies de ambientes pobres em recursos (p. ex., plantas de sombra, perenes de deserto, espécies do urzal) geralmente exibem uma baixa capacidade fotossintética – mesmo quando são fornecidos recursos abundantes. Tais padrões podem ser compreendidos ao constatar que a capacidade fotossintética,

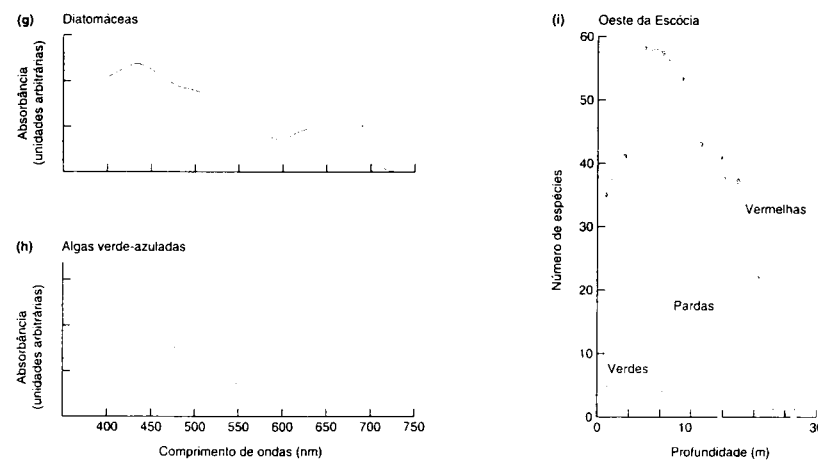



FIGURA 3.7 (*continuação*) (g-h) Espectros de absorção das algas planctônicas *Navicula minima* (diatomácea) e *Synechocystis* sp. (verde-azulada). (i) Números de espécies de algas bentônicas vermelhas, verdes e pardas em profundidades distintas (e sob diferentes regimes de luz), afastadas da costa oeste da Escócia (56-57°N) (segundo Kirk, 1994; dados de fontes diferentes).

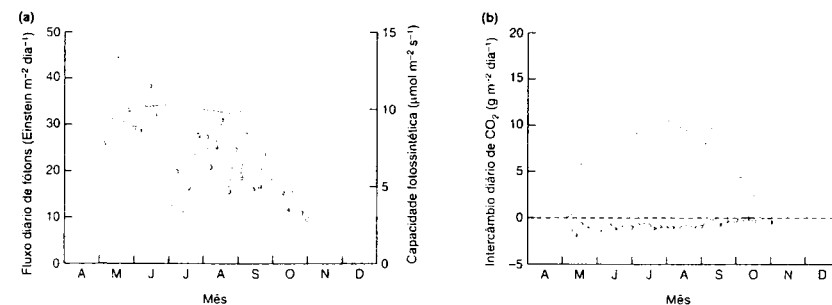



FIGURA 3.8 Curso anual de eventos que determinaram a taxa fotossintética da folhagem do bordo (*Acer campestre*), em 1980. (a) Variação da intensidade da PAR ( ) e alterações na capacidade fotossintética da folhagem ( ), evidenciando-se na primavera, crescendo até atingir um platô e, depois, declinado no final de setembro e outubro. (b) Fixação de dióxido de carbono (CO_2) ( ) e sua perda por respiração durante a noite ( ). A fotossíntese bruta total anual foi 1.342 g CO_2 m^{-2}, e a respiração noturna foi 150 g CO_2 m^{-2}, resultando em um balanço de fotossíntese líquida de 1.192 g CO_2 m^{-2} (segundo Pearcy *et al.*, 1984).

como toda a capacidade, deve ser "construída", e o investimento na sua construção é provavelmente apenas para ser reposto, caso exista ampla oportunidade de utilização dessa capacidade.

É desnecessário dizer que as condições ideais, sob as quais as plantas podem alcançar sua capacidade fotossintética, raras vezes estão presentes, exceto em ambientes experimentalmente controlados. Na prática, a taxa em que a fotossíntese de fato procede é limitada por condições (p. ex., temperatura) e pela disponibilidade de outros recursos além da energia radiante. As folhas parecem também alcançar sua taxa fotossintética máxima somente quando os produtos estão sendo ativamente retirados (para o desenvolvimento de gemas, tubérculos, etc.). Além disso, a capacidade fotossintética de folhas é correlacionada com o conteúdo de nitrogênio foliar, tanto entre folhas

de uma planta individualmente quanto entre folhas de espécies distintas (Woodward, 1994). Cerca de 75% do nitrogênio foliar é investido em cloroplastos. Isso sugere que a disponibilidade de nitrogênio como um recurso pode impor limites estritos à capacidade das plantas de acumular CO_2 e energia na fotossíntese. A taxa de fotossíntese também aumenta com a intensidade da PAR, mas, na maioria das espécies ("plantas C_3" – ver, a seguir), ela atinge um platô sob intensidades de radiação bem abaixo da intensidade da radiação solar total.

A eficiência mais alta de utilização de radiação pelas plantas verdes é de 3 a 4%, obtida por algas microscópicas cultivadas sob intensidades baixas de PAR. Em florestas tropicais, os valores ficam na faixa de 1 a 3% e, em florestas temperadas, na faixa de 0,6 a 1,2%. A eficiência aproximada de plantas de lavoura em clima temperado é somente cerca de 0,6%. A energética de todas as comunidades depende de tais níveis de eficiência.

3.2.3 Plantas de sol e de sombra de um arbusto perenifólio

Muitos dos pontos gerais antes apresentados são ilustrados por um estudo com um arbusto perenifólio, *Heteromeles arbutifolia*. Essa espécie cresce em hábitats de chaparral na Califórnia, onde suas copas são expostas à luz solar plena e a temperaturas elevadas – em especial durante a estação seca –, bem como em hábitats florestais, onde ocorre em locais abertos e no sub-bosque sombreado (Valladares e Pearcy, 1998). Plantas de sombra do sub-bosque foram comparadas com plantas de sol do chaparral, onde elas receberam cerca de sete vezes mais radiação (densidade do fluxo fotônico; PFD, do inglês *photon flux density*). Comparadas às de sombra (Figura 3.9 e Tabela 3.1a), as folhas das plantas de sol estavam inclinadas com ângulo muito mais acentuado em relação à horizontal, eram menores e mais espessas e se originaram em caules mais curtos (entrenós mais curtos). As folhas de sol tiveram, também, uma maior capacidade fotossintética (mais clorofila e nitrogênio) por unidade de área foliar, mas não por unidade de biomassa.

Como conseqüências "arquiteturais" dessas diferenças (Tabela 3.1b), as plantas de sombra tiveram uma "eficiência de projeção" muito maior no verão, mas muito menor no inverno. A eficiência de projeção expressa o grau em que a área foliar efetiva é reduzida por estar disposta à radiação incidente em um ângulo diferente do ângulo reto. Assim, as folhas de plantas de sol com disposição mais oblíqua absorveram os raios diretos do sol de verão a pino, sobre uma área foliar maior do que as folhas mais horizontais das plantas de sombra; no entanto, os raios de sol de inverno de incidência lateral atingiram as folhas de plantas de sol quase em ângulo reto. Além disso, essas eficiências de projeção podem ser modificadas pela fração de área foliar sujeita a auto-sombreamento, dando origem a "eficiências de exposição". Estas foram mais elevadas nas plantas de sombra do que nas de sol: no verão, por causa

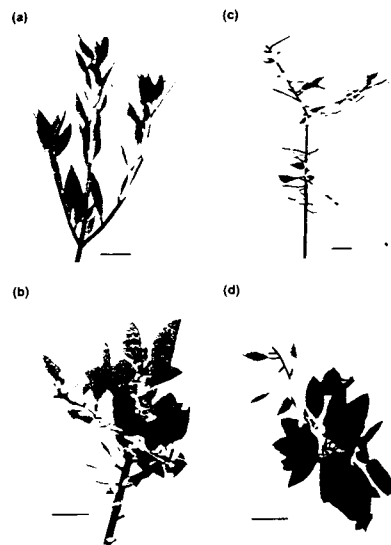



FIGURA 3.9 Reconstituições por computador de caules de folhas de sol (a, c) e de sombra (b, d) do arbusto perenifólio *Heteromeles arbutifolia*, vistas ao longo da trajetória dos raios solares no início da manhã (a, b) e ao meio-dia (c, d). Os tons mais escuros representam partes de folhas sombreadas por outras folhas da mesma planta. Barras = 4 cm (segundo Valladares e Pearcy, 1998).

da maior eficiência de projeção e, no inverno, devido à ausência relativa de auto-sombreamento em folhas de sombra.

As propriedades fisiológicas da planta como um todo (Tabela 3.1b), então, refletem tanto a sua arquitetura como as morfologias e fisiologias de folhas individuais. A eficiência de absorção da luz, como a eficiência de exposição, reflete tanto os ângulos das folhas como o auto-sombreamento. Portanto, a eficiência de absorção foi consistentemente mais elevada para plantas de sombra do que para as de sol, embora a eficiência para plantas de sol fosse significativamente mais elevada no inverno, comparada com o verão. A razão foliar efetiva (a eficiência de absorção da luz por unidade de biomassa) foi, então, massivamente maior para plantas de sombra do que para as de sol (com resultado de suas folhas mais delgadas); embora, mais uma vez, um pouco mais alta para as últimas no inverno.

De modo geral, portanto, embora recebendo apenas um sétimo da PFD de plantas de sol, as plantas de sombra reduziram para um quarto o diferencial na quantidade absorvida e reduziram para apenas a metade o diferencial em sua taxa diária de ganho de carbono. As plantas de sombra contrabalançaram com êxito sua reduzida capacidade fotossintética no nível foliar com aumento da capacidade de captar luz no nível da

TABELA 3.1 (a) Diferenças observadas em caules e folhas de plantas de sol e de sombra do arbusto *Heteromeles arbutifolia*. Os desvios-padrão estão entre parênteses; as significâncias das diferenças são dadas segundo análise de variância. (b) Propriedades resultantes, para plantas de sol e de sombra (segundo Valladares e Pearcy, 1998)

(a)

	Sol	Sombra	P
Comprimento do entrenó (cm)	1,08 (0,06)	1,65 (0,02)	< 0,05
Ângulo foliar (graus)	71,3 (16,3)	5,3 (4,3)	< 0,01
Área de superfície foliar (cm^2)	10,1 (0,3)	21,4 (0,8)	< 0,01
Espessura da lâmina foliar (μm)	462,5 (10,9)	292,4 (9,5)	< 0,01
Capacidade fotossintética, com base na área (μmol CO_2 m^{-2} s^{-1})	14,1 (2,0)	9,0 (1,7)	< 0,01
Capacidade fotossintética, com base na massa (μmol CO_2 kg^{-1} s^{-1})	60,8 (10,1)	58,1 (11,2)	NS
Conteúdo de clorofila, com base na área (mg m^{-2})	280,5 (15,3)	226,7 (14,0)	< 0,01
Conteúdo de clorofila, com base na massa (mg g^{-1})	1,23 (0,04)	1,49 (0,03)	< 0,05
Conteúdo de nitrogênio foliar, com base na área (g m^{-2})	1,97 (0,25)	1,71 (0,21)	< 0,05
Conteúdo de nitrogênio, com base na massa (% do peso seco)	0,91 (0,31)	0,96 (0,30)	NS

(b)

	Plantas de sol		Plantas de sombra	
	Verão	Inverno	Verão	Inverno
$\bar{E}_P$	$0,55^a$	$0,80^b$	$0,88^b$	$0,54^a$
E_D	$0,33^a$	$0,38^{a,b}$	$0,41^b$	$0,43^b$
Fração auto-sombreada	$0,22^a$	$0,42^b$	$0,47^b$	$0,11^a$
$E_{A \cdot PFD\ direta}$	$0,28^a$	$0,44^b$	$0,55^c$	$0,53^c$
LAR_e (m^2 g^{-1})	$7,1^a$	$11,7^b$	$20,5^c$	$19,7^c$

E_P = eficiência de projeção; E_D = eficiência de exposição; Fração auto-sombreada; E_A = eficiência de absorção; LAR_e = razão da área foliar efetiva. Os códigos de letras indicam grupos que diferiram significativamente na análise de variância ($P < 0,05$).

planta como um todo. As plantas de sol podem ser vistas como um compromisso assumido entre a maximização da fotossíntese de todo o indivíduo, por um lado, e o evitamento da foto-inibição e superaquecimento de folhas individuais, por outro lado.

3.2.4 Fotossíntese ou conservação de água? Soluções estratégicas e táticas

De fato, especialmente em hábitats terrestres, não seria razoável considerar a radiação como um recurso independente da água. A radiação interceptada não resulta em fotossíntese, a menos que haja CO_2 disponível, e a via principal de entrada de CO_2 são os estômatos abertos. Todavia, se os estômatos estiverem abertos, a água evaporará através deles. Se a água for perdida mais rápido do que pode ser obtida, a folha (e a planta) acabará murchando e, por fim, morrerá. Vale observar que, na maioria das comunidades terrestres, ao menos às vezes, o suprimento de água é pequeno. A planta deve conservar água à custa da fotossíntese ou maximizar a fotossíntese, correndo o risco de ficar sem água? Uma vez mais nos defrontamos com o problema de saber se a solução ótima envolve uma estratégia estrita ou a capacidade de apresentar respostas táticas. Existem bons exemplos tanto de soluções como de compromissos.

Talvez a estratégia mais óbvia que as plantas possam adotar é ter uma vida curta e atividade fotossintética elevada durante períodos com abundância de água, mas permanecer em estado de dormência (como sementes) durante o resto do ano, nem fotossintetizando, nem transpirando (p. ex., muitas plantas anuais de deserto, ervas anuais e a maioria das plantas anuais cultivadas).

As plantas com vidas longas podem produzir folhas quando a água é abundante e perdê-las durante os períodos de seca (p. ex., muitas espécies de *Acacia*). Alguns arbustos do deserto de Israel (p. ex., *Teucrium polium*) exibem folhas finamente divididas e com cutícula delgada durante a estação com disponibilidade de água no solo. Em estações mais propensas à seca, as folhas são substituídas por outras inteiras, pequenas e com cutícula espessa; essas folhas, por sua vez, caem e podem deixar apenas espinhos verdes (Orshan, 1963). Estabelece-se, portanto, um polimorfismo seqüencial através das estações, com cada folha sendo substituída por uma estrutura menos fotossinteticamente ativa, mas com maior economia de água.

Há também a situação em que as folhas podem ter vida longa, transpiram apenas lentamente e toleram um déficit hídrico, mas são incapazes de fotossintetizar com rapidez, mesmo quando a água é abundante (p. ex., arbustos perenifólios do deserto). Características estruturais, como tricomas e estômatos em cavidade e com distribuição restrita em áreas especializadas da face inferior da folha, diminuem a perda de água. Porém, esses mesmos atributos morfológicos reduzem a taxa de entrada de CO_2. Superfícies foliares com ceras e tricomas podem, contudo, refletir uma grande proporção de radiação

fora da faixa da PAR e, assim, manter a temperatura foliar baixa e reduzir a perda de água.

Por fim, alguns grupos de plantas desenvolveram fisiologias especiais: C_4 e CAM (metabolismo ácido das crassuláceas; do inglês *Crassulacean Acid Metabolism*), que serão considerados de modo mais detalhado nas Seções 3.3.1 e 3.3.3, respectivamente. Por ora, apenas destacamos que plantas com fotossíntese "normal" (isto é, as C_3) são esbanjadoras de água, em comparação com as plantas C_4 e CAM. A eficiência do uso da água das plantas C_4 (a quantidade de carbono fixado por unidade de água transpirada) pode ser duas vezes maior do que nas plantas C_3.

A viabilidade de estratégias alternativas para resolver um problema em comum é muito bem-ilustrada para árvores de florestas tropicais sazonalmente secas (Eamus, 1999). Essas comunidades são encontradas naturalmente na África, nas Américas, na Austrália e na Índia, e em alguns lugares da Ásia como resultado da interferência humana. Porém, enquanto, por exemplo, as savanas da África e da Índia são dominadas por espécies decíduas, e os llanos da América do Sul são dominados por perenifólias, as savanas da Austrália são ocupadas por números aproximadamente iguais de espécies de quatro grupos (Figura 3.10a): espécies perenifólias (com copa completa durante todo o ano), espécies decíduas (perdem todas as folhas, ao menos por um mês e, em geral, 2 a 4 meses por ano), espécies semidecíduas (perdem cerca de 50% ou mais de suas folhas a cada ano) e espécies brevidecíduas (perdem apenas cerca de 20% de suas folhas). Nas extremidades desse *continuum*, as espécies decíduas evitam a estiagem na estação seca (abril a novembro, na Austrália), como resultado de suas taxas de transpiração bastante reduzidas (Figura 3.10b), mas as perenifólias mantêm um balanço de carbono positivo durante todo o ano (Figura 3.10c), e as espécies decíduas não exibem fotossíntese líquida por cerca de três meses.

O principal controle tático, tanto das taxas de fotossíntese como da perda de água, é realizado por meio de mudanças na "condutância" estomática, que pode ocorrer rapidamente durante o curso de um dia e permitir uma resposta muito rápida à escassez imediata de água. Os ritmos de abertura e fechamento dos estômatos podem garantir que as partes da planta situadas acima do solo permaneçam mais ou menos imunes à perda de água, exceto durante períodos controlados de fotossíntese ativa. Esses ritmos podem ser diários ou prontamente responsivos ao *status* hídrico interno da planta. O movimento estomático pode ser até mesmo desencadeado diretamente pelas condições na própria superfície foliar – a planta, então, responde às condições de dessecamento no exato local e ao mesmo tempo em que tais condições são experimentadas.

3.3 Dióxido de carbono

O CO_2 utilizado na fotossíntese é obtido quase totalmente da atmosfera, onde sua concentração cresceu de cerca de 280 µl L^{-1}, em 1750, para cerca de 370 µl L^{-1} nos dias atuais e continua crescendo em 0,4 a 0,5% ao ano (ver Figura 18.22). Em uma comunidade terrestre, o fluxo de CO_2 à noite é ascendente: a partir do solo e da vegetação em direção à atmosfera; em dias ensolarados, acima de um dossel fotossintetizante, constata-se um fluxo descendente.

Acima do dossel, o ar torna-se rapidamente misto. No entanto, dentro e abaixo do dossel, a situação é completamente diferente. No interior de uma floresta decídua mista da Nova Inglaterra, foram medidas, durante o ano, as mudanças na concentração de CO_2 no ar, em várias alturas acima do solo (Figura 3.11 a) (Bazzaz e Williams, 1991). As concentrações mais altas, em torno de 1.800 µl L^{-1}, foram medidas próximo à superfície do solo, chegando a cerca de 400 µl L^{-1}, a 1 m acima do solo. Esses valores altos próximos ao nível do solo foram alcançados no verão, quando as temperaturas elevadas permitiram a decomposição rápida da serrapilheira e da matéria orgânica do solo. Em alturas maiores dentro da floresta, a concentração do CO_2 raramente alcançou o valor de 370 µl L^{-1} (mesmo no inverno), que é a concentração atmosférica do ar medida no Laboratório de Mauna Loa, no Havaí (ver Figura 18.22). Nos meses de inverno, as concentrações permaneceram virtualmente constantes durante o dia e à noite em todas as alturas. Todavia, no verão, se desenvolveram os principais ciclos diurnos de concentração, que refletiram a interação entre a produção de CO_2 por decomposição e o seu consumo na fotossíntese (Figura 3.11 b).

O fato de as concentrações de CO_2 variarem tanto dentro da vegetação significa que as plantas, em partes diferentes de uma floresta, experimentam ambientes completamente distintos quanto a esse fator. Na verdade, as folhas da parte inferior de um arbusto da floresta em geral experimentam concentrações mais elevadas de CO_2 do que as folhas da parte superior, e as plântulas vivem em ambientes mais ricos em CO_2 do que as árvores maduras.

Em ambientes aquáticos, as variações na concentração de CO_2 também podem ser significativas, em especial quando a mistura da água é limitada – por exemplo, durante a "estratificação" de lagos, com camadas de água quente voltadas para a superfície e camadas de água mais fria abaixo (Figura 3.12).

Também em hábitats aquáticos, o CO_2 dissolvido tende a reagir com a água, formando ácido carbônico, que, por sua vez, ioniza. Essas tendências aumentam com o pH, de modo que 50% ou mais do carbono inorgânico na água podem estar sob forma de íons bicarbonato. Muitas plantas aquáticas podem utilizar carbono desta forma. Porém, já que deve, por fim, ser reconvertido em CO_2 para a fotossíntese, provavelmente o bicarbonato é menos útil como fonte de carbono inorgânico e, na prática, muitas plantas terão sua taxa fotossintética limitada pela disponibilidade de CO_2. A Figura 3.13, por exemplo, mostra a resposta do musgo *Sphagnum subsecundum*, examinado em duas profundidades em um lago dinamarquês, em relação ao aumento da concentração de CO_2. Na época da amostragem (julho de 1995), as concentrações naturais nas águas de onde as plantas foram retiradas (Figura 3.12) eram 5 a 10 vezes menores do que aquelas relacionadas às máximas de fotossíntese. Mesmo as concentrações muito mais altas verificadas nas profundidades menores durante a estratificação de verão não maximizaram a taxa fotossintética.

FIGURA 3.10 (a) Porcentagem da plenitude da copa, durante o ano, de árvores decíduas ( ), semidecíduas ( ), brevidecíduas ( ) e perenifólias ( ) de savanas australianas (observe que a estação seca no hemisfério vai, aproximadamente, de abril até novembro). (b) Suscetibilidade à seca, medida por valores progressivamente negativos do "potencial hídrico" de árvores decíduas ( ) e perenifólias ( ). (c) Fotossíntese líquida de árvores decíduas ( ) e perenifólias ( ), medida pela taxa de assimilação do carbono (segundo Eamus, 1999).

FIGURA 3.11 Concentrações de CO_2 em uma floresta decídua mista (Floresta Harward, Massachusetts, EUA), em épocas diferentes do ano e em cinco alturas diferentes acima do solo: ▲ = 0,05 m; = 0,20 m; = 3 m; = 6 m; = 12 m. Os dados do Laboratório de CO_2 de Mauna Loa ( ) são fornecidos no mesmo eixo, para comparação. (b) Concentrações de CO_2 para cada hora do dia (médias calculadas por períodos de 3 a 7 dias), em 21 de novembro e 4 de julho (segundo Bazzaz e Williams, 1991).

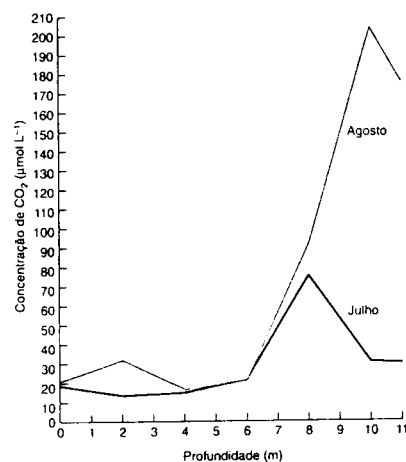



FIGURA 3.12 Variação na concentração de CO_2 em relação à profundidade no Lago Grane Langso, Dinamarca, no início de julho e no final de agosto, após o lago tomar-se estratificado, com pouca mistura entre a água quente, junto à superfície, e a água mais fria, abaixo (segundo Riis e Sand-Jensen, 1997).

FIGURA 3.13 Crescimento (para um platô) das taxas fotossintéticas do musgo *Sphagnum subsecundum* em relação às concentrações de CO_2 manipuladas artificialmente, medidas a profundidades de 9,5 m (●) e 0,7 m (○) no Lago Grane Langso, Dinamarca, no começo de julho. Essas concentrações – e, portanto, as taxas de fotossíntese – são muito mais altas do que aquelas de ocorrência natural (ver Figura 3.12) (segundo Riis e Sand-Jensen, 1997).

Seria possível estranhar que um processo tão fundamental para a vida sobre a Terra, com a fixação de carbono na fotossíntese, estivesse baseado apenas em uma única rota bioquímica. Na realidade, existem três rotas (e variantes dentro delas): a rota C_3 (a mais comum), a rota C_4 e a rota CAM (metabolismo ácido das crassuláceas). As conseqüências ecológicas das diferentes rotas são profundas, em especial porque elas afetam a harmonização da atividade fotossintética com a perda controlada de água (ver Seção 3.2.4). Mesmo em plantas aquáticas, nas quais a conservação da água em geral não está em questão e a maioria dessas espécies usa a rota C_3, existem muitos mecanismos concentradores de CO_2 que servem para aumentar a eficácia de utilização desse gás (Badger *et al.*, 1997).

3.3.1 A rota C_3

Nessa rota – o ciclo de Calvin-Benson –, o CO_2 é fixado em um ácido com três carbonos (ácido fosfoglicérico) pela enzima Rubisco, que está presente em grandes quantidades nas folhas (25 a 30% do total do nitrogênio foliar). Essa mesma enzima pode também atuar como uma oxigenase, e esta atividade (fotorrespiração) pode resultar em uma dispendiosa liberação de CO_2 – reduzindo em quase um terço as quantidades líquidas de CO_2 que são fixadas. A fotorrespiração aumenta com a temperatura, e, como conseqüência, a eficiência global de fixação de carbono declina com a temperatura crescente.

A taxa de fotossíntese de plantas C_3 aumenta com a intensidade da radiação, mas atinge um platô. Em muitas espécies, em particular as de sombra, esse platô ocorre em intensidades de radiação muito abaixo daquela da radiação solar plena (ver Figura 3.6). As plantas com metabolismo C_3 têm baixa eficiência no uso da água, em comparação com plantas C_4 e CAM (ver a seguir), principalmente porque, em uma planta C_3, o CO_2 se difunde um tanto mais lentamente para a folha e, assim, dá tempo para uma parte do vapor de água difundir-se para fora dela.

3.3.2 A rota C_4

Nessa rota – o ciclo de Hatch-Slack –, a rota C3 está presente, mas fica limitada a determinadas células do corpo da folha. O CO_2 que se difunde para o interior das folhas, via estômatos, encontra células do mesofilo contendo a enzima fosfoenolpiruvato (PEP) carboxilase. Essa enzima combina o CO_2 atmosférico com a PEP, produzindo um ácido com quatro carbonos, o qual se difunde e libera CO_2 para as células internas*, onde ingressa na rota C_3 tradicional. A PEP carboxilase tem

* N. de T. Estas células constituem a chamada bainha parenquimática do tipo Kranz, característica dos feixes vasculares de plantas C_4.

uma afinidade ao CO_2 muito maior do que a Rubisco. Tudo isso tem profundas conseqüências.

Em primeiro lugar, as plantas C_4 podem absorver CO_2 atmosférico muito mais efetivamente do que as plantas C_3. Como resultado, as plantas C_4 têm a possibilidade de perder uma quantidade de água muito menor por unidade de carbono fixada. Além disso, a liberação dispendiosa de CO_2 pela fotorrespiração é quase completamente impedida, e, portanto, a eficiência do processo global de fixação de carbono não se altera com a temperatura. Por fim, a concentração de Rubisco nas folhas é de um terço a um sexto da encontrada em plantas C_3, e o conteúdo de nitrogênio foliar é correspondentemente mais baixo. Como conseqüência disso, as plantas C_4 são muito menos atrativas a muitos herbívoros, além de realizarem mais fotossíntese por unidade de nitrogênio absorvido.

Poderíamos estranhar como as plantas C_4, com a eficiência de uso de água tão alta, não conseguiram dominar a vegetação do mundo, mas existem custos bem evidentes que contrapõem esses ganhos. O sistema C_4 tem um alto ponto de compensação da luz e é ineficiente sob intensidades luminosas baixas; por isso, as espécies C_4 são ineficazes como plantas de sombra. Além disso, as plantas C_4 possuem ótimos de temperaturas mais altos para o crescimento do que as espécies C_3; a maioria das plantas C_4 é encontrada em regiões áridas ou nos trópicos. Na América do Norte, as espécies de dicotiledôneas C_4 parecem ser favorecidas em locais de suprimento hídrico limitado (Figura 3.14) (Stowe e Teeri, 1978), e a abundância de espécies de monocotiledôneas C_4 está muito correlacionada com temperaturas diárias máximas durante a estação de crescimento (Teeri e Stowe, 1976). Porém, essas correlações não são universais. Mais comumente, onde existem populações mistas de plantas C_3 e C_4, a proporção de espécies C_4 tende a diminuir com o aumento da altitude; em climas sazonais, as espécies C_4 tendem a dominar a vegetação nas estações secas e quentes, e as espécies C_3, nas estações mais úmidas e mais frias. As poucas espécies C_4 que se expandem para regiões temperadas (p. ex., *Spartina* spp.) são encontradas em ambientes marinhos ou outros ambientes salinos, onde as condições osmóticas podem favorecer espécies com uso eficiente da água.

Talvez a característica mais significativa de plantas C_4 seja que elas não parecem empregar sua alta eficiência de uso da água de maneira eficaz no crescimento mais rápido da parte aérea, mas, em vez disso, dedicam a fração maior do corpo da planta para um sistema subterrâneo bem desenvolvido. Isso indica que a taxa de assimilação do carbono não é o principal limite ao seu crescimento, e que a escassez de água e/ou substâncias nutricionais têm importância maior.

3.3.3 A rota CAM

As plantas CAM também usam a PEP carboxilase, com seu forte poder concentrador de CO_2. Ao contrário das plantas C_3 e C_4, contudo, elas abrem seus estômatos e fixam CO_2 à noite (como ácido málico). Durante o período luminoso, os estômatos permanecem fechados, e o CO_2 é liberado dentro da folha e fixado pela Rubisco. No entanto, como o CO_2 encontra-se, então, em concentração alta dentro da folha, a fotorrespiração é impedida, exatamente como em plantas que usam a rota C_4. As plantas que utilizam a rota fotossintética CAM têm vantagens óbvias, quando o suprimento de água é pequeno, pois seus estômatos permanecem fechados durante o período diurno, quando as forças evaporativas são mais intensas. Essa rota é conhecida, hoje, em uma ampla diversidade de famílias, não apenas as Crassulaceae. Isso pode ser um meio altamente efetivo para conservação de água, mas as espécies CAM não conquistaram o mundo. Um custo para as plantas CAM é o problema do armazenamento do ácido málico formado à noite: as plantas CAM, na maioria, são suculentas, com tecidos de armazenamento de água que superam esse problema.

Em geral, as plantas CAM são encontradas em ambientes áridos, onde o rigoroso controle estomático de consumo de água durante o período diurno é vital para a sobrevivência (suculentas de deserto). Elas ocorrem, também, em locais cujo suprimento de CO_2 é pequeno durante o período diurno, como, por exemplo, em plantas aquáticas submersas e em órgãos fotossintéticos sem estômatos (p. ex., raízes fotossintéticas aéreas de orquídeas). Em algumas plantas CAM, como *Opuntia basilaris*, os estômatos permanecem fechados diuturnamente durante a seca. O processo CAM permite, então, que a planta permaneça "inativa" – fotossintetizando apenas o CO_2 produzido internamente por respiração (Szarek *et al.*, 1973).

Ehleringer e Monson (1993) apresentam um levantamento taxonômico e sistemático de sistemas fotossintéticos C_3, C_4 e CAM. Eles descrevem a evidência muito forte de que a rota C_3 é evolutivamente primitiva e, de modo surpreendente, que os sistemas C_4 e CAM devem ter surgido repetida e independentemente durante a evolução do reino vegetal.

3.3.4 As respostas de plantas às concentrações variáveis de CO_2 atmosférico

De todos os diferentes recursos necessários às plantas, o CO_2 é o único que está crescendo em escala global. Essa elevação está muito correlacionada com o aumento da taxa de consumo de combustíveis fósseis e as derrubadas de florestas. Conforme destaca Loladze (2002), as alterações com conseqüências para o clima global podem ser controvertidas em algumas regiões, porém, os nítidos aumentos na concentração de CO_2 não o são. As plantas atualmente estão submetidas a concentrações cerca de 30% mais altas, em comparação com o período pré-industrial – o que significa pouco tempo, em escala geológica. As árvores atuais podem experimentar, ao longo dos seus ciclos de vida, uma duplicação na concentração – o que representa uma alteração imediata em uma escala *evolutiva*. E as altas taxas de mistura na atmosfera indicam mudanças que afetam *todas* as plantas.

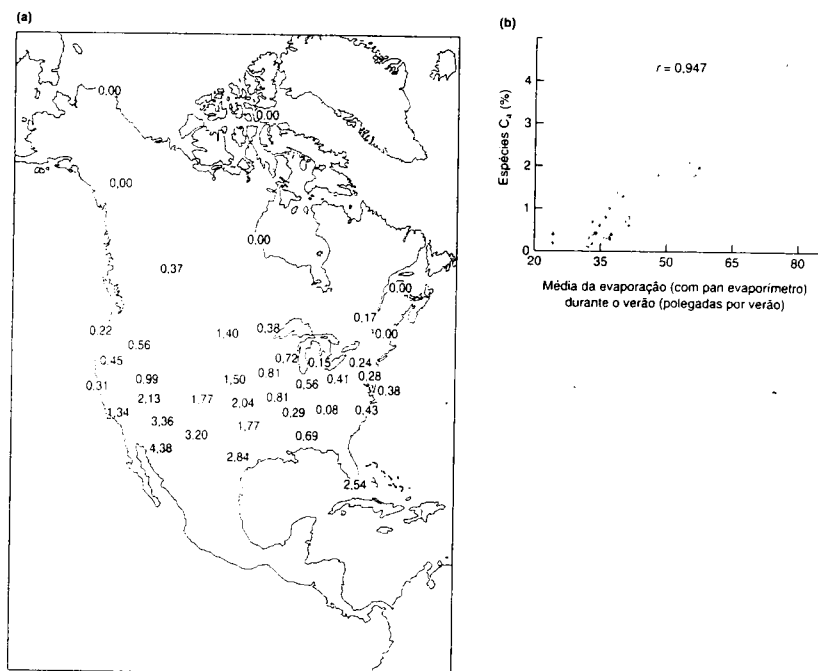



FIGURA 3.14 (a) Porcentagem de espécies de dicotiledôneas C_4 nativas em diferentes regiões da América do Norte. (b) Relação entre a porcentagem de espécies C_4 nativas em 31 regiões da América do Norte e a média da evaporação estival (maio a outubro) registrada mediante um pan evaporímetro – um indicador climático do equilíbrio planta/água. As regiões cujos dados climáticos apropriados não estavam disponíveis foram excluídas, juntamente com o sul da Flórida, onde a geografia peculiar e o clima podem explicar a composição aberrante da flora (segundo Stowe e Teeri, 1978).

Existe, também, evidência de mudanças, em grande escala, no CO_2, por períodos muito mais longos. Os modelos de balanço de carbono sugerem que, durante os períodos Triássico, Jurássico e Cretáceo, as concentrações de CO_2 na atmosfera eram quatro a oito vezes maiores do que atualmente, caindo após o Cretáceo de 1.400 a 2.800 $\mu l\ L^{-1}$ para abaixo de 1.000 $\mu l\ L^{-1}$ no Eoceno, no Mioceno e no Plioceno e flutuando entre 180 e 280 $\mu l\ L^{-1}$ durante os períodos glacial e interglacial subseqüentes (Ehleringer e Monso, 1993).

Os declínios na concentração de CO_2 na atmosfera após o Cretáceo podem ter sido a força indutora que favoreceu a evolução de plantas com fisiologia C_4 (Ehleringer *et al.*, 1991), pois, sob concentrações baixas de CO_2, a fotorrespiração coloca as plantas C_3 em desvantagem. A constante elevação do CO_2 a partir da Revolução Industrial é, portanto, um retorno parcial às condições do pré-Pleistoceno, e as plantas C_4 podem começar a perder parte de sua vantagem.

Quando outros recursos estão presentes em níveis adequados, o CO_2 adicional influencia muito pouco a taxa de fotossíntese de plantas C_4, mas aumenta a taxa de plantas C_3. Nesse sentido, a elevação artificial da concentração de CO_2 em estufas é uma técnica comercial para aumentar as produções de plantas (C_3) de lavoura. É razoável, portanto, predizer aumentos dramáticos na produtividade de plantas individuais e de lavouras inteiras, bem como de florestas e comunidades naturais, à medida que as concentrações de CO_2 continuarem a crescer na atmosfera. Apenas na década de 1990, foram publicados resultados de 2.700 estudos sobre o incremento de CO_2 na atmosfera (FACE, *free-air CO_2 enrichment*), e sabe-se, por exemplo, que a duplicação da concentração de CO_2 em geral

estimula a fotossíntese e, em média, aumenta 41% a produção agrícola (Loladze, 2002). No entanto, há também forte evidência de que as respostas podem ser complicadas (Bazzaz, 1990). Por exemplo, seis espécies arbóreas de floresta temperada, cultivadas por três anos em estufa em uma atmosfera enriquecida com CO_2, eram geralmente maiores do que as plantas-controle, mas o aumento do crescimento por CO_2 declinou, mesmo no período relativamente pequeno do experimento (Bazzaz *et al.*, 1993).

O enriquecimento com CO_2, além disso, tem uma tendência geral de alterar a composição de plantas e, em especial, de reduzir a concentração de nitrogênio em tecidos vegetais localizados acima do solo – por volta de 14%, em média, sob aumento de CO_2 (Cotrufo *et al.*, 1998). Isso, por sua vez, pode ter efeitos indiretos sobre as interações planta-animal, pois insetos herbívoros podem, então, consumir 20 a 80% mais folhagem para manter seu ingresso de nitrogênio e adquirir massa mais lentamente (Figura 3.15).

O aumento de CO_2 pode também reduzir, nas plantas, as concentrações de outros nutrientes e micronutrientes essenciais (Figura 3.16) (ver Seção 3.5), contribuindo para a "desnutrição de micronutrientes", que diminui a saúde e a economia de mais da metade da população humana mundial (Loladze, 2002).

O volume de água que se incorpora às plantas superiores durante o crescimento é infinitesimal, em comparação ao volume que flui através da planta na corrente transpiratória. Contudo, a água é um recurso importante. A hidratação é uma condição necessária para a ocorrência de reações metabólicas, e, uma vez que nenhum organismo é impermeável, seu conteúdo de água necessita de reabastecimento contínuo. A maioria dos animais terrícolas bebe água livre e também gera uma porção a partir do metabolismo de alimentos e materiais do corpo; há casos extremos em que animais de zonas áridas podem obter toda sua água a partir do alimento.

FIGURA 3.15 Crescimento de larvas da borboleta buckeye (*Junonia coenia*) consumindo *Plantago lanceolata*, que foi cultivada em atmosferas com concentrações de CO_2 baixas e altas (segundo Fajer, 1989).

3.4.1 Raízes como forrageadoras de água

Para a maioria das plantas terrícolas, a principal fonte de água é o solo, e elas têm acesso a esse recurso por meio do sistema de raízes. Consideraremos aqui (e na próxima seção sobre recursos nutricionais para as plantas), de maneira simplificada, as plantas dotadas de "raízes". Na realidade, a maioria das plantas não possui raízes – elas têm micorrizas: associações de tecidos de fungos e de raízes, em que ambos os parceiros são decisivos na obtenção de recursos para o todo. As micorrizas e os respectivos papéis das plantas e dos fungos serão discutidos no Capítulo 13.

Não é fácil observar como as raízes evoluíram pela modificação de um órgão mais primitivo (Harper *et al.*, 1991), ainda que a evolução delas seja provavelmente o evento mais influente que possibilitou a existência de extensas floras e faunas terrícolas. Uma vez evoluídas, as raízes propiciaram ancoragem segura para árvores e meios para um íntimo contato com nutrientes minerais e água do solo.

Como chuva ou pelo derretimento da neve, a água penetra no solo, formando nele uma reserva nos poros existentes

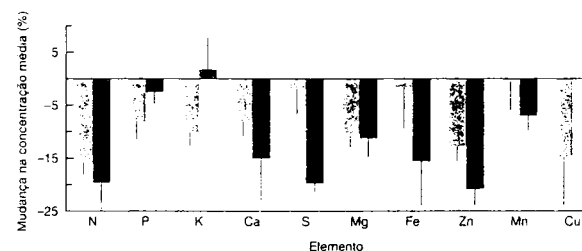



FIGURA 3.16 Mudanças nas concentrações de nutrientes em material vegetal cultivado em ambientes com concentrações duplicadas de CO_2 atmosférico, com base em 25 estudos sobre folhas de plantas diferentes (barras coloridas) e cinco estudos com grãos de trigo (barras cinzentas). As linhas pretas sobre as barras indicam os erros-padrão (segundo Loladze, 2002).

capacidade de campo e o ponto de murcha permanente

entre as suas partículas. O que acontece com a água depende do tamanho dos poros, que podem retê-la por forças capilares contra a gravidade. Se os poros forem amplos, como em solos arenosos, parte da água será drenada por grande distância, até encontrar um obstáculo e se acumular como um aqüífero ou seguir seu caminho em direção aos riachos ou rios. A água retida pelos poros do solo contra a força da gravidade é denominada "capacidade de campo" do solo. Esse é o limite superior de água que um solo livremente drenado retém. Existe, menos claramente definido, um limite inferior para a água, que pode ser usado no crescimento vegetal (Figura 3.17). Ele é determinado pela capacidade das plantas de extrair água dos poros do solo mais próximos e é conhecido como o "ponto de murcha permanente" – conteúdo de água no solo em que as plantas murcham e são incapazes de recuperar-se. O ponto de murcha permanente não difere muito entre espécies vegetais de ambientes mésicos (isto é, com uma quantidade moderada de água) ou entre espécies de plantas de lavoura, mas muitas espécies nativas de regiões áridas podem extrair quantidades significativamente maiores de água do solo.

Quando uma raiz retira água dos poros do solo, ela cria zonas de esgotamento desse recurso ao seu redor. Essas zonas estabelecem gradientes de potencial hídrico entre os poros interconectados do solo. A água flui ao longo do gradiente até as zonas esgotadas, fornecendo mais água para a raiz. Esse processo simples se torna muito mais complexo porque, quanto mais água for retirada do solo ao redor das raízes, maior será a resistência ao seu fluxo. A primeira água que a raiz obtém, quando ela começa a retirá-la do solo, é a de poros maiores, pois eles a retêm com forças capilares mais fracas. Isso faz com que a água percorra apenas vias mais estreitas e tortuosas, aumentando, assim, a resistência ao fluxo. Desse modo, quando a raiz retira água do solo com muita rapidez, a zona de esgotamento de recurso (RDZ; ver Seção 3.2.1.) torna-se estritamente definida, e a água pode mover-se através dela apenas lentamente. Por essa razão, as plantas com transpiração rápida podem murchar em um solo com suprimento hídrico abundante. A fineza e o grau de ramificação do sistema de raízes tornam-se importantes na determinação do acesso da planta à água no solo.

[illegible] de zonas de esgotamento da água

A água que chega à superfície do solo pela chuva ou pelo derretimento da neve não se distribui de maneira uniforme. Em vez disso, ela leva a camada superficial à capacidade de campo, e uma chuva subseqüente aprofunda essa camada no perfil do solo. Isso significa que partes diferentes do mesmo sistema de raízes podem encontrar água retida com forças completamente diferentes, e, na realidade, as raízes podem movimentar água entre camadas do solo (Caldwell e Richards, 1986). Em áreas áridas, onde as chuvas são raras, as camadas superficiais podem ser levadas à capacidade de campo, enquanto o restante do solo permanece no ponto de murcha ou abaixo deste. Esse é um risco potencial na vida de uma plântula, pois ela resulta da germinação em camadas superficiais úmidas, situadas sobre uma massa de solo incapaz de proporcionar água para sustentar seu desenvolvimento subseqüente. Em espécies que vivem em tais hábitats, são encontrados diferentes mecanismos especializados de quebra de dormência, protegendo-as contra uma resposta muito rápida à chuva insuficiente.

O sistema de raízes que a planta estabelece no início da sua vida pode determinar sua responsividade a eventos futuros. Em locais com grande parte da água proveniente de chuvaradas ocasionais sobre um substrato seco, uma plântula, cujo programa de desenvolvimento investe sua energia inicial em uma raiz principal profunda, terá pouco ganho de chuvaradas subseqüentes. Por outro lado, um programa pelo qual a raiz principal é formada no começo da vida pode garantir um acesso contínuo à água, em um ambiente onde as chuvas torrenciais de primavera preenchem um profundo reservatório no solo, mas depois vem um longo período de seca.

FIGURA 3.17 Relação entre três medições do *status* hídrico no solo: (i) pF, o logaritmo da altura (cm) da coluna de água que o solo suportaria; (ii) *status* hídrico expresso como atmosferas ou bars; (iii) diâmetro dos poros do solo que permanecem preenchidos de água. Na figura, os tamanhos dos poros preenchidos de água podem ser comparados com os tamanhos de pequenas raízes, pêlos de raízes e células bacterianas. Observe que, para a maioria das espécies de plantas de lavoura, o ponto de murcha permanente situa-se em torno de -15 bars (-1,5 × 10^6 Pa), mas em muitas outras espécies ele alcança -80 bars (-8 × 10^6 Pa), dependendo dos potenciais osmóticos que as espécies podem desenvolver.

3.4.2 Escala e duas interpretações sobre a perda de água da planta para a atmosfera

Existem duas maneiras que permitem analisar e explicar a perda de água das plantas para a atmosfera. Os fisiologistas vegetais remontam, pelo menos, até o trabalho de Brown e Escombe, em 1900, que enfatizou o papel do comportamento dos estômatos na determinação da taxa de perda de água pela folha. Hoje, parece óbvio que, em uma superfície essencialmente impermeável, a freqüência e as aberturas de estômatos controlam a taxa de difusão da água do interior da folha para o exterior. Porém, os micrometeorologistas defendem um ponto de vista completamente diferente, enfocando a vegetação como um todo, em vez de um estômato, uma folha ou uma planta. Sua abordagem enfatiza que a água será perdida por evaporação apenas se houver calor latente disponível. Esse pode provir da radiação solar recebida diretamente pelas folhas transpirantes ou como energia "de advecção", isto é, calor recebido como radiação solar em alguma outra parte, mas transportado no ar em movimento. Os micrometeorologistas desenvolveram fórmulas para a taxa de perda de água, as quais são baseadas inteiramente nas condições meteorológicas: velocidade do vento, radiação solar, temperatura, entre outras. Eles ignoram as espécies de plantas e sua fisiologia, mas, apesar disso, seus modelos são eficazes para predizer a evaporação de água da vegetação que não está padecendo de seca. Nenhuma das abordagens é certa ou errada: qual adotar depende da questão a ser formulada. Os modelos em grande escala baseados no clima, por exemplo, provavelmente são os mais relevantes na predição da evapotranspiração e da fotossíntese que podem ocorrer em áreas de vegetação, como resultado do aquecimento global e de mudanças na precipitação (Aber e Federer, 1992).

3.5 Nutrientes minerais

macronutrientes e elementos-traço

Para constituir uma planta, é preciso mais do que luz, CO_2 e água. Os recursos minerais são também necessários. Os recursos minerais que a planta deve obter do solo (ou da água do entorno, no caso de plantas aquáticas) incluem macronutrientes (isto é, aqueles necessários em quantidades relativamente grandes) – nitrogênio (N), fósforo (P), enxofre (S), potássio (K), cálcio (Ca), magnésio (Mg) e ferro (Fe) – e uma série de elementos-traço – por exemplo, manganês (Mn), zinco (Zn), cobre (Cu), boro (B) e molibdênio (Mo) (Figura 3.18). (Muitos desses elementos são também essenciais aos animais, embora eles os obtenham mais comumente sob forma orgânica em seu alimento do que como substâncias orgânicas.) Alguns grupos de plantas têm exigências especiais. Por exemplo, o alumínio é um nutriente necessário para algumas pteridófitas, o silício, para diatomáceas – e o selênio, para certas algas planctônicas.

As plantas verdes não obtêm seus recursos minerais como um bloco único. Cada elemento penetra na planta independentemente como um íon ou uma molécula. Cada um deles tem suas propriedades características de absorção no solo e de difusão, que afetam sua acessibilidade à planta, mesmo antes de ocorrer quaisquer processos seletivos de entrada junto às membranas das raízes. Todas as plantas verdes exigem todos os elementos "essenciais" listados na Figura 3.18, embora não na mesma proporção, e há algumas diferenças significativas entre a composição mineral de tecidos vegetais de espécies diferentes e entre partes diferentes de uma única planta (Figura 3.19).

raízes como forrageadoras

Muitos dos pontos levantados sobre a água como um recurso e sobre as raízes como extratores desses recursos se aplicam igualmente aos nutrientes minerais. As diferenças estratégicas em programas de desenvolvimento podem ser reconhecidas entre as raízes de espécies diferentes (Figura 3.20a). Porém, é a capacidade dos sistemas de raízes para sobrepujar programas estritos e o seu caráter oportunista que os tornam exploradores efetivos do solo. A maioria das raízes se alonga antes de produzir raízes laterais, e isso garante que a exploração preceda a utilização. As raízes ramificadas em geral emergem radialmente da raiz-mãe, as raízes secundárias partem dessas primárias e as terciárias nascem de secundárias. Essas regras reduzem a chance de duas ramificações da mesma raiz partilharem da mesma partícula do solo e de cada uma entrar na RDZ da outra.

As raízes passam através de um meio em que encontram obstáculos e se deparam com heterogeneidade – manchas de nutrientes variando na mesma escala que o diâmetro de uma raiz. Em 1 cm de crescimento, uma raiz pode encontrar um

FIGURA 3.18 Tabela periódica dos elementos, mostrando aqueles que são recursos essenciais na vida de organismos distintos.

matação, seixos e grãos de areia, uma raiz viva ou morta ou o corpo de um verme em decomposição. Visto que uma raiz passa através de um solo heterogêneo (e todos os solos são heterogêneos, quando observados a partir da "visão do olho da raiz"), ela responde com ramificação, livremente em zonas de suprimento de recursos e escassamente em manchas menos compensadoras (Figura 3.20b). O comportamento vai depender da capacidade individual da pequena raiz em reagir, em escala extremamente local, às condições que ela encontra.

Existem fortes interações entre água e nutrientes como recursos para o crescimento vegetal. As raízes não crescerão livremente para as zonas do solo sem disponibilidade de água, e, assim, os nutrientes não serão utilizados nessas zonas. As plantas privadas de minerais essenciais crescem menos e, então, não conseguem alcançar volumes de solo que contêm água disponível. Existem interações similares entre recursos minerais. Uma planta carente de nitrogênio exibe um crescimento precário das raízes e, portanto, não consegue "forragear" em áreas que possuem fosfato disponível ou até mesmo contêm mais nitrogênio.

De todos os nutrientes vegetais importantes, os nitratos se movem mais livremente na solução do solo e, como a água, são transportados de longas distâncias da raiz. Portanto, os nitratos são os mais móveis em solos próximos à capacidade de campo e em solos com poros amplos. As RDZs para nitratos são, então, amplas, e aquelas produzidas ao redor de raízes vizinhas têm mais probabilidade de sobreposição. Como conseqüência, pode ocorrer competição – mesmo entre raízes de uma única planta.

O conceito de RDZ é importante não apenas para visualizar como um organismo influencia a disponibilidade de recursos para um outro, mas também para entender como a arquitetura do sistema de raízes afeta a captura desses recursos. Para uma planta crescendo em um ambiente em que a água se move com liberdade para a superfície das raízes, aqueles nutrientes livres em solução se movem com a água. Eles serão capturados de forma mais efetiva por sistemas de raízes amplos, não-intimamente ramificados. Quanto menos livremente a água se move no solo, tanto mais reduzidas serão as RDZs e será tanto mais compensador para a planta explorar o solo de forma intensiva, em vez de extensiva.

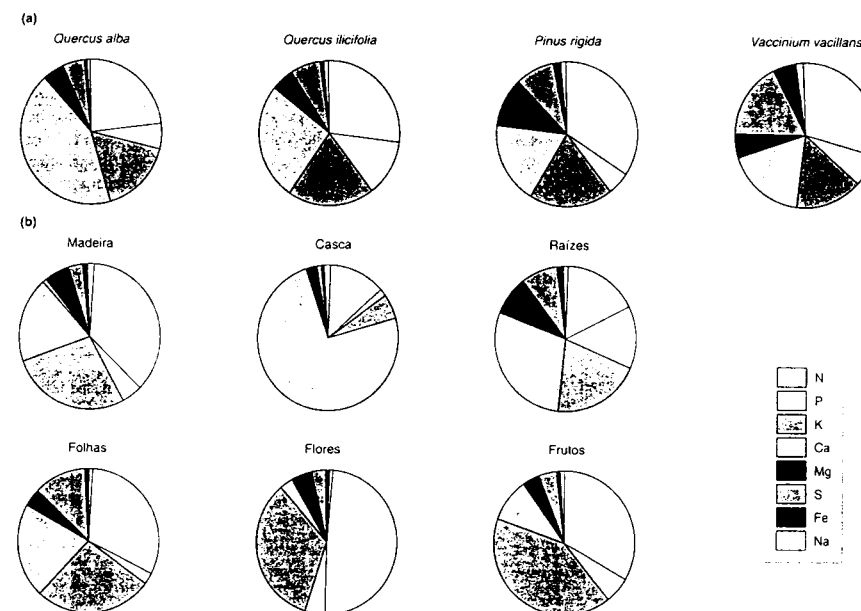



FIGURA 3.19 (a) Concentração relativa de vários minerais em indivíduos inteiros de quatro espécies vegetais, na Floresta Brookhaven, Nova York. (b) Concentração relativa de vários minerais em tecidos diferentes do carvalho branco (*Quercus alba*), na Floresta Brookhaven. Observe que as diferenças entre as espécies são muito menores do que entre as parte de uma única espécie (segundo Woodwell *et al.*, 1975).

A solução que flui através dos poros do solo para a superfície da raiz tem uma composição mineral distorcida, em comparação com a que está potencialmente disponível. Isso acontece porque diferentes íons minerais estão retidos no solo por forças distintas. Íons como nitrato, cálcio e sódio, em um solo agrícola fértil, podem ser transportados para a superfície da raiz mais rapidamente do que são acumulados no corpo da planta. Os conteúdos de fosfato e potássio da solução do solo, ao contrário, com freqüência são insuficientes para as necessidades das plantas. O fosfato está fixado aos colóides do solo por superfícies portadoras de íons cálcio, alumínio e férrico, e a taxa com que ele pode ser extraído pelas plantas depende da taxa com que sua concentração é reabastecida pela liberação dos colóides. Em soluções diluídas, os coeficientes de difusão de íons não-absorvidos, como o nitrato, são da ordem de 10^{-5} cm^2 s^{-1}; para cátions, como cálcio, magnésio, amônio e potássio, eles são 10^{-7} cm^2 s^{-1}. A taxa de difusão é o principal fator que determina a amplitude de uma RDZ.

Para recursos que possuem coeficientes de difusão baixos, como o fosfato, as RDZs serão estreitas (Figura 3.21); raízes ou pêlos de raízes extrairão *pools* de um recurso em comum (isto é, há competição) somente se estiverem muito próximos. Estima-se que mais de 90% do fosfato absorvido por um pêlo de raiz, em um período de quatro dias, provêm de uma distância de 0,1 mm da superfície do solo. Portanto, duas raízes somente retirarão o mesmo recurso de fosfato nesse período, se a distância entre elas for menor do que 0,2 mm. Um extenso sistema de raízes, bastante espaçado, tende a maximizar o acesso ao nitrato, e um sistema intensamente ramificado e estreitamente espaçado tende a maximizar o acesso a fosfatos (Nye e Tinker, 1977). As plantas com sistemas de raízes que apresentam diferenças morfológicas podem, portanto, tolerar níveis diferentes de recursos minerais do solo, e espécies distintas podem esgotar recursos minerais distintos em diferentes quantidades. Isso pode ser de grande importância para permitir que uma diversidade de espécies vegetais coabite a mesma área (a coexistência de competidores é discutida nos Capítulos 8 e 19).

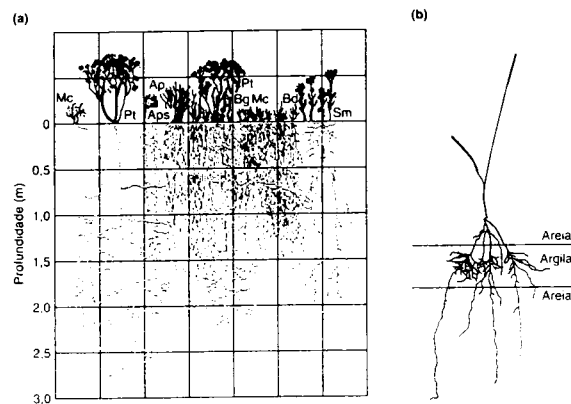



FIGURA 3.20 (a) Sistemas de raízes de plantas em uma típica pradaria de gramíneas baixas, após uma série de anos com precipitação média (Hays, Kansas). Ap = *Aristida purpurea*; Aps = *Ambrosia psilostachya*; Bd = *Buchloe dactyloides*; Bg = *Bouteloua gracilis*; Mc = *Malvastrum coccineum*; Pt = *Psoralia tenuiflora*; Sm = *Solidago mollis* (segundo, Albertson, 1937; Weaver e Albertson, 1943). (b) Sistema de raízes desenvolvido por uma planta de trigo, crescendo em um solo arenoso contendo uma camada de argila. Observe a resposta do desenvolvimento das raízes ao ambiente localizado que elas encontram (cortesia de J. V. Lake).

3.6 Oxigênio

O oxigênio é um recurso para animais e plantas. Somente poucos procariotos podem viver sem ele. Na água, a difusão e a solubilidade do oxigênio são muito baixas e, assim, ele torna-se limitante mais depressa em ambientes aquáticos e inundados. Sua solubilidade na água também decresce rapidamente com o aumento da temperatura. Quando a matéria orgânica se decompõe em um ambiente aquático, a respiração microbiana demanda oxigênio, e essa "demanda biológica de oxigênio" pode restringir os tipos de animais superiores que ainda persistem. As altas demandas biológicas de oxigênio são características de águas paradas com depósitos de serrapilheira ou poluentes orgânicos e tornam-se mais agudas durante períodos de temperatura alta.

Devido à lentidão com que o oxigênio se difunde na água, os animais aquáticos devem manter um fluxo contínuo de água sobre as suas superfícies respiratórias (p. ex., as brânquias dos peixes), possuir áreas de superfície grandes em relação ao volume do corpo (p. ex., muitos crustáceos aquáticos têm apêndices leves e grandes), ter pigmentos respiratórios especializados ou uma taxa de respiração lenta (p. ex., as larvas do mosquito-pólvora vivendo em águas paradas e ricas em nutrientes) ou retornar continuamente à superfície para respirar (p. ex., baleias, golfinhos, tartarugas e tritões).

As raízes de muitas plantas superiores não conseguem crescer em solo inundado, ou morrem, se o lençol freático se eleva após elas terem penetrado profundamente. Essas reações podem ser respostas diretas à deficiência de oxigênio ou à acumulação de gases, como ácido sulfúrico, metano e etileno, produzidos por microrganismos empenhados na decomposição anaeróbica. Mesmo se as raízes não morrem com a carência de oxigênio, elas podem parar de absorver nutrientes minerais, provocando deficiências minerais nas plantas.

FIGURA 3.21 Radioautografia do solo em que foram cultivadas plântulas de mostarda. O solo foi suprido com fosfato radioativamente marcado ($^{32}PO_4$), e as zonas examinadas pela atividade das raízes mostram-se nitidamente brancas (segundo Nye e Tinker, 1977).

3.7 Organismos como recursos alimentares

Os organismos *autotróficos* (plantas verdes e certas bactérias) assimilam recursos inorgânicos, formando "pacotes" de moléculas orgânicas (proteínas, carboidratos, etc.). Essas moléculas tornam-se os recursos para os organismos *heterotróficos* (decompositores, parasitos, predadores e pastadores), que participam de uma cadeia de eventos em que cada consumidor de um recurso torna-se, por sua vez, um recurso para um outro consumidor. Em cada elo nessa cadeia alimentar, a distinção mais óbvia é entre saprótrofos e predadores (definidos genericamente).

autótrofos e heterótrofos

Os saprótrofos – bactérias, fungos e animais detritívoros (ver Capítulo 11) – utilizam como alimento outros organismos ou partes de outros organismos, mas somente após estes terem morrido, ou eles consomem resíduos ou produtos de secreção de um outro organismo.

Os predadores usam como alimento outros organismos vivos ou partes de outros organismos vivos. Os predadores verdadeiros matam suas presas. Os exemplos incluem o puma consumindo um coelho, mas também consumidores que podemos não referir como predadores em linguagem habitual: uma pulga-d'água consumindo células de fitoplâncton, um esquilo comendo uma bolota e mesmo uma planta insetívora aprisionando um mosquito. O *pastejo* pode também ser considerado como um tipo de predação, mas o organismo usado como alimento (presa) não é morto; somente parte da presa é consumida, deixando o restante com potencial de regeneração. Os pastadores alimentam-se de muitas presas durante seu ciclo de vida. A verdadeira predação e o pastejo são discutidos detalhadamente no Capítulo 9. O *parasitismo* também é uma forma de predação, em que o consumidor em geral não mata o organismo do qual se alimenta; porém, diferentemente de um pastador, um parasito se alimenta de apenas um ou muito poucos organismos hospedeiros (ver Capítulo 12).

especialistas e generalistas

Uma distinção importante entre animais consumidores é se eles são especialistas ou generalistas em suas dietas. Os generalistas (espécies *polífagas*) consomem uma ampla variedade de espécies-presa, embora muitas vezes tenham claras preferências e uma ordem de escolha, quando existem alternativas disponíveis. Os especialistas podem consumir somente partes de sua presa, embora eles explorem muitas espécies. Isso é mais comum entre herbívoros, pois, conforme veremos, partes diferentes de plantas têm composições completamente distintas. Assim, muitas aves se especializam em comer sementes, embora raramente fiquem restritas a uma espécie em particular. Outros especialistas, entretanto, podem se alimentar de apenas uma faixa estreita de espécies intimamente relacionadas ou mesmo uma só espécie (neste caso, eles são denominados *monófagos*). Os exemplos são as larvas da mariposa escarlate (que consomem folhas, gemas florais e caules muito jovens de espécies de tasneira [*Senecio*]) e muitas espécies de parasitos hospedeiro-específicos.

Muitos dos padrões de uso de recursos encontrados nos animais refletem os diferentes tempos de vida do consumidor e o que ele consome. Indivíduos de espécies de vida longa são, provavelmente, generalistas: eles não podem depender da disponibilidade de um só recurso alimentar durante a sua vida. Se um consumidor tem um tempo de vida curto, aumenta a probabilidade de especialização. As forças evolutivas podem, então, ajustar o ritmo das demandas alimentares do consumidor ao ritmo da sua presa. A especialização também permite a evolução de estruturas que tornam possível lidar de modo eficiente com determinados recursos – esse é especialmente o caso das peças bucais. Uma estrutura como o estilete de um afídeo (pulgão) (Figura 3.22) pode ser interpretada como um produto requintado do processo evolutivo que permitiu ao animal o acesso a um recurso alimentar valioso – ou como um exemplo de uma rota extremamente especializada, que restringiu os alimentos que os afídeos podem consumir. Quanto mais especializado o recurso alimentar exigido por um organismo, mais ele é forçado a viver em manchas onde se encontra o recurso *ou* gastar tempo e energia na procura dele entre outros recursos. Esse é um dos custos da especialização.

3.7.1 O conteúdo nutricional de plantas e animais como alimentos

Como um "pacote" de recursos, o corpo de uma planta verde é completamente diferente do corpo de um animal. Isso tem um tremendo efeito sobre o valor desses recursos como alimento potencial (Figura 3.23). A diferença mais importante é que as células vegetais são envolvidas por paredes de celulose, lignina e/ou outros materiais estruturais. São essas paredes celulares que dão ao material vegetal seu elevado conteúdo em fibra. A presença de paredes celulares é também, em grande parte, responsável pelo conteúdo elevado de carbono nos tecidos vegetais e pela razão alta de carbono em relação a outros elementos importantes. Por exemplo, a razão carbono:nitrogênio (C:N) de tecidos vegetais em geral excede 40:1, em comparação com as razões de cerca de 10:1 em bactérias, fungos e animais. Diferentemente das plantas, os tecidos animais não contêm carboidratos ou fibras estruturais, mas são ricos em gordura e, em especial, proteínas.

As diversas partes de uma planta têm composições muito diferentes (Figura 3.23) e, assim, oferecem recursos inteiramente distintos. A casca, por exemplo, é composta principalmente de células mortas com suberina e lignina em suas paredes e é totalmente inútil como alimento para a maioria dos herbívoros (mesmo as espécies do "besouro-bicudo" – *bark beetle* – se especializam em consumir a camada cambial nutritiva imediatamente abaixo da casca). As concentrações mais ricas em proteínas vegetais (e, portanto, de nitrogênio) estão nos meristemas das gemas, nos ápices caulinares e nas axilas foliares. Não é surpresa que, em geral, as gemas sejam fortemente protegidas por escamas e defendidas da ação de herbívoros por

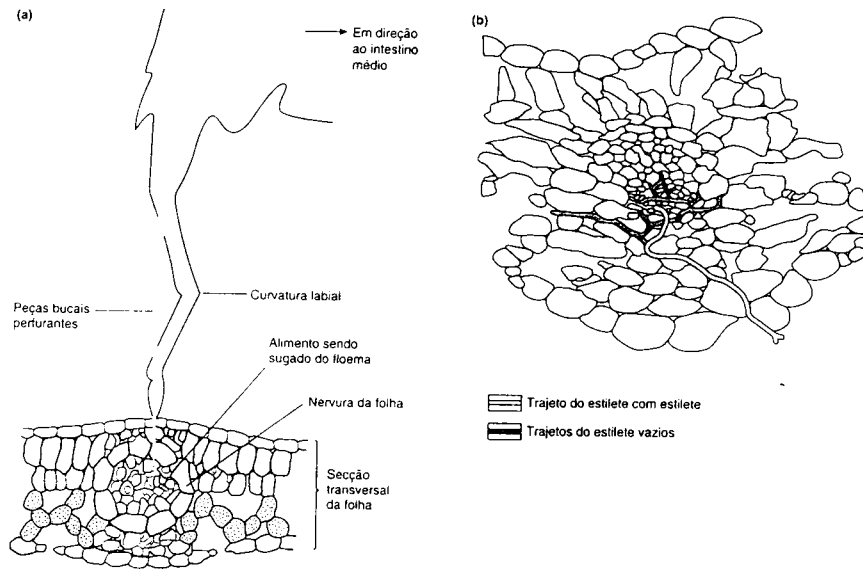



FIGURA 3.22 Estilete de um afídeo penetrando nos tecidos do hospedeiro e alcançando as células do floema ricas em açúcar, nas nervuras foliares. (a) Peças bucais do afídeo e secção transversal de uma folha. (b) Um estilete, mostrando seu trajeto tortuoso através da folha (segundo Tjallingii e Hogenesch, 1993).

acúleos e espinhos. As sementes em geral são secas e providas de reservas ricas em amido ou óleos, podendo, também, possuir armazenamento de proteínas. Os frutos açucarados e carnosos são recursos fornecidos pela planta como "pagamento" aos animais que dispersam as sementes. Muito pouco do nitrogênio da planta é "gasto" nessas recompensas.

O valor dietético dos diferentes tecidos vegetais é tão diverso que não surpreende que a maioria dos pequenos herbívoros seja especialista – não apenas quanto a determinadas espécies ou grupos de plantas, mas quanto a partes especiais da planta: meristemas, folhas, raízes, caules, etc. Quanto menor for o herbívoro, mais detalhada é a escala de heterogeneidade da planta na qual ele pode se especializar. Podem ser encontrados exemplos extremos nas larvas de diferentes espécies de vespas das galhas do carvalho, algumas das quais podem se especializar em folhas jovens, algumas em folhas maduras, algumas em gemas vegetativas, algumas em flores estaminadas e outras em tecidos de raízes.

Embora as plantas e suas partes possam diferir quanto aos recursos que oferecem a potenciais consumidores, a composição dos corpos de herbívoros distintos é muito semelhante. Em termos de conteúdo de proteína, carboidratos, gordura, água e minerais por grama, há muito pouco para escolher entre uma dieta de lagartas, bacalhau ou carne de veado. As partes podem ser diferentemente distribuídas (e o sabor pode ser diferente), mas os conteúdos são essencialmente os mesmos. Os carnívoros, então, não se defrontam com problemas de digestão (e eles variam pouco em seu sistema digestório), mas enfrentam dificuldades em encontrar, capturar e manejar sua presa (ver Capítulo 9).

Detalhes das diferenças à parte, os herbívoros que consomem matéria vegetal viva – e saprótrofos que consomem matéria vegetal morta – utilizam um recurso alimentar rico em carbono e pobre em proteína. Portanto, a passagem da planta para o consumidor envolve uma queima massiva de carbono, com diminuição da razão C:N. Este é o domínio da estequiometria ecológica (Elser e Urabe, 1999): a análise das restrições e conseqüências em interações ecológicas do balanço de massa de elementos químicos múltiplos (em particular as razões carbono:nitrogênio e carbono:fósforo – ver Seções 11.2.4 e 18.2.5). Os principais produtos residuais de organismos que consomem plantas são compostos ricos em carbono: CO_2, fibras e, no caso de afídeos, por exemplo, substâncias ricas em carbono gotejando de árvo-

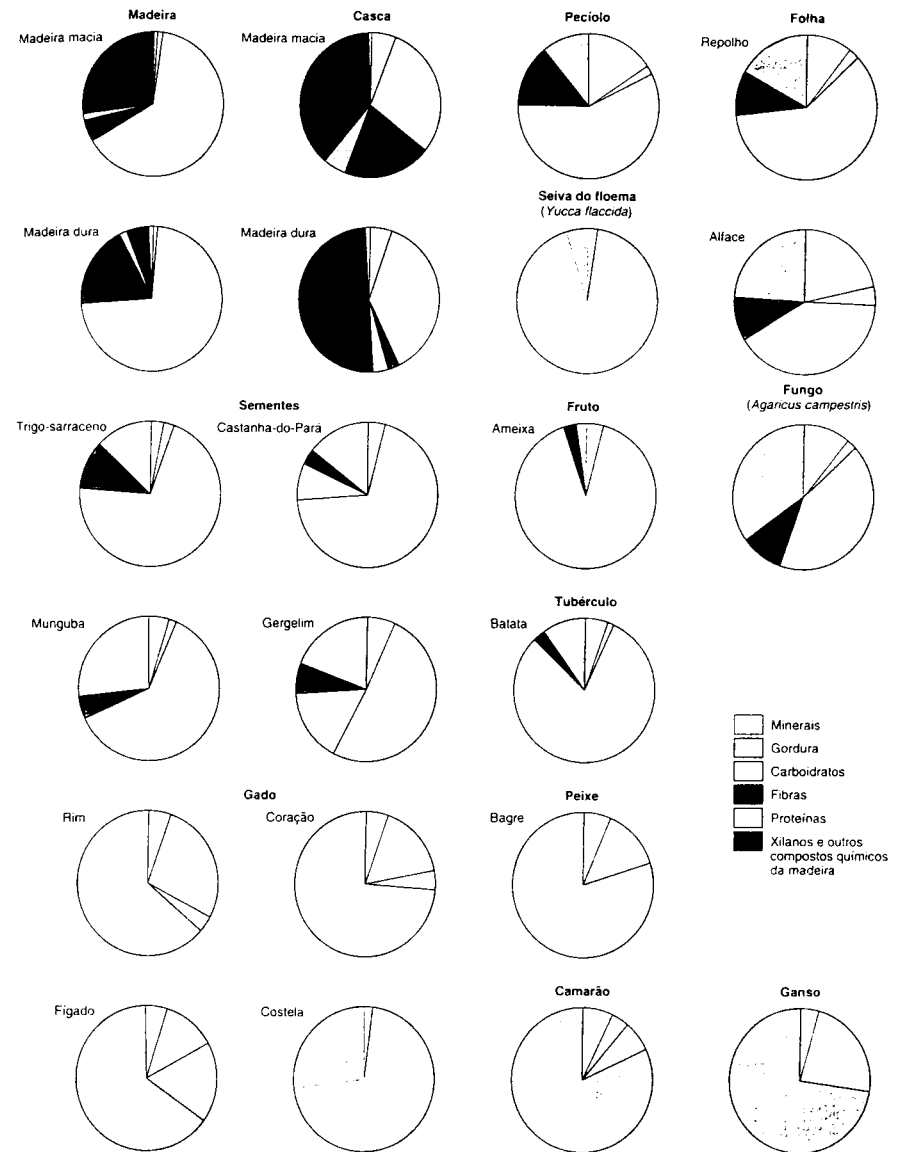



FIGURA 3.23 Composição de diferentes partes vegetais e dos corpos de animais que servem de recursos alimentares para outros organismos (dados de fontes diversas).

res infestadas. A maior parte das demandas de energia dos carnívoros, ao contrário, é obtida de proteína e gorduras da sua presa e, como conseqüência, seus principais produtos de excreção são nitrogenados.

O diferencial entre plantas e decompositores microbianos, quanto às razões C:N, também significa que os efeitos a longo prazo do aumento de CO_2 (ver Seção 3.3.4) não são tão diretos como se poderia imaginar (Figura 3.24): isto é, a biomassa vegetal não necessariamente se torna aumentada. Se os próprios micróbios são limitados pelo carbono, então o aumento das concentrações de CO_2, à parte de seus efeitos diretos sobre a planta, poderia estimular a atividade microbiana e tornar outros nutrientes, especial o nitrogênio, disponíveis para as plantas e, com isso, intensificar o seu crescimento. Experimentos de curto prazo têm demonstrado esse tipo de efeito sobre comunidades de decompositores. Por outro lado, os decompositores podem ser limitados pelo nitrogênio, inicialmente ou seguindo um período de aumento do crescimento vegetal, durante o qual o nitrogênio se acumula na biomassa vegetal e na serrapilheira. A atividade microbiana, então, sofreria redução, diminuindo a liberação de nutrientes para plantas e potencialmente impedindo o estímulo ao seu crescimento, a despeito das elevadas concentrações de CO_2. Esses, todavia, são efeitos de prazo mais longo e muito poucos dados foram coletados para podermos detectar sua datação. O debate mais amplo sobre "estoques de carbono" locais e globais é realizado na Seção 18.4.6.

3.7.2 Digestão e assimilação de matéria vegetal

As grandes quantidades de carbono fixado em materiais vegetais mostram que eles são potencialmente fontes ricas em energia. Outros componentes da dieta (p. ex., nitrogênio) é que podem ser limitantes. Contudo, a maior parte daquela energia só fica disponível diretamente para os consumidores se eles tiverem enzimas capazes de mobilizar celulose e ligninas, sendo que na esmagadora maioria das espécies dos reinos vegetais e animais faltam essas enzimas. De todas as muitas restrições que colocam limites sobre quais organismos podem exercer determinada atividade, a deficiência em desenvolver enzimas celulolíticas é um especial enigma evolutivo. É possível que procariotos celulolíticos, habitantes do intestino, tenham estabelecido tão rapidamente íntimas relações "simbióticas" com herbívoros (ver Capítulo 13) que houve pequena pressão de seleção para estes desenvolverem suas próprias celulases (Martin, 1991). Hoje se sabe que muitos insetos produzem suas próprias celulases, mas a imensa maioria depende de simbiontes.

Uma vez que a maioria dos animais não possui celulases, o material da parede celular de plantas impede o acesso de enzimas digestivas aos conteúdos das células vegetais. Os atos de mastigação pelos mamíferos pastadores, de cozimento pelos humanos e de moagem na moela das aves permitem às enzimas digestivas ter acesso mais fácil aos conteúdos celulares. Os carnívoros, ao contrário, podem engolir seu alimento com mais segurança.

Quando as partes vegetais são decompostas, o material com alto conteúdo de carbono é convertido em corpos microbianos, com um conteúdo de carbono relativamente baixo – as limitações do crescimento e da multiplicação de micróbios são de alguns recursos diferentes do carbono. Assim, quando os micróbios se multiplicam sobre uma parte vegetal em decomposição, eles retiram nitrogênio e outros recursos minerais das suas adjacências e os incorporam aos seus próprios corpos. Por essa razão, e por ser o tecido microbiano digerido e assimilado com mais rapidez, o detrito vegetal mais ricamente colonizado por microrganismos é, em geral, preferido por animais detritívoros.

FIGURA 3.24 *Feedback* potencial, positivo e negativo, a partir do aumento das concentrações de CO_2, para o crescimento vegetal, para a atividade microbiana e de volta para o crescimento vegetal. As setas entre os descritores indicam causalidade; as setas pretas ao lado dos descritores indicam aumentos ou diminuições da atividade. A seta tracejada que vai do aumento das concentrações de CO_2 para o crescimento vegetal indica que pode não haver efeito, como resultado da limitação de nutrientes (segundo Hu *et al.*, 1999).

Em herbívoros vertebrados, a taxa de ganho de energia a partir de diferentes recursos dietéticos é determinada pela estrutura do intestino – em particular, o equilíbrio entre uma câmara anterior de mistura em que ocorre fermentação microbiana (AF), um tubo de conexão em que ocorre digestão – mas não fermentação (D) – e uma câmara posterior de fermentação, o cólon e o ceco (PF). Os modelos de tais sistemas digestivos de três compartimentos (Alexander, 1991) sugerem que a grande AF, a pequena D e a pequena PF (p. ex., o ruminante) dariam ganhos próximos ao ótimo a partir de alimento pobre em qualidade. A grande PF, como nos cavalos, é mais apropriada para alimento com menos material de parede celular e mais conteúdos celulares. Para alimento de qualidade muito alta (uma proporção muito alta de conteúdos celulares e pouco material de parede celular), o intestino ótimo tem D longa e não há AF ou PF.

Elefantes, lagomorfos e alguns roedores comem suas próprias fezes e, assim, duplicam a distância percorrida pelo recurso alimentar através do sistema digestório. Isso permite fermentação e digestão adicionais, mas também possibilita reduzir deficiências dietéticas (p. ex., de vitaminas) mediante a síntese microbiana. Esses temas são retomados na Seção 13.5.

3.7.3 Defesas físicas

Todos os organismos são potencialmente recursos alimentares para outros. Desse modo, não é surpresa que muitos organismos tenham desenvolvido defesas físicas, químicas, morfológicas e/ou comportamentais que diminuem a chance de um encontro com um consumidor e/ou aumentam a chance de sobreviver em tal encontro. Todavia, as interações podem não terminar nesse encontro. Um recurso alimentar mais bem-defendido exerce uma pressão de seleção sobre os consumidores que buscam superar a defesa; entretanto, ao superar uma determinada defesa, em vez de defesas de outras espécies, é provável que o consumidor se torne relativamente especializado naquele recurso – que depois se submete a uma pressão particular para defender-se de um consumidor particular, e assim por diante. Portanto, pode ser considerada uma interação continuada entre consumidor e organismo consumido, em que a evolução de um depende da evolução do outro: uma "corrida armamentista" evolutiva (Ehrlich e Raven, 1964), que, na sua forma mais extrema, envolve um par de espécies co-adaptadas em luta permanente.

Evidentemente, os recursos das plantas verdes (e dos autótrofos em geral) não são vivos e, portanto, não podem desenvolver defesas. A coevolução também não é possível entre organismos decompositores e seus recursos alimentares mortos, embora bactérias, fungos e animais detritívoros muitas vezes tenham de enfrentar os efeitos residuais de defesas físicas e, sobretudo, químicas presentes nos seus alimentos.

Os espinhos simples podem ser um impedimento efetivo. As folhas espinhosas do azevinho não são comidas por larvas da mariposa-do-carvalho (*Lasiocampa quercus*), mas, se os espinhos forem removidos, as folhas são consumidas rapidamente. Sem dúvida, um resultado semelhante seria alcançado com raposas como predadores e ouriços como presas. Em muitos invertebrados planctônicos, pequenos habitantes de lagos, o desenvolvimento de espinhos, cristas e outros apêndices, que reduzem sua vulnerabilidade à predação, pode ser induzido pela presença de um predador. Por exemplo, o desenvolvimento de espinhos é estimulado na descendência de rotíferos braquionídeos, incluindo *Keratella cochlearis*, se o organismo materno foi cultivado em um meio condicionado pelo rotífero predador, *Asplachna priodonta* (Stemberger e Gilbert, 1984; Snell, 1998). Em uma escala ainda menor, muitas superfícies vegetais exibem tricomas, que, em algumas espécies, possuem paredes celulares espessas, formando ganchos rijos ou armadilhas de insetos.

Qualquer característica que aumente o dispêndio de energia por parte de um consumidor na descoberta ou captura de um item alimentar – a casca espessa de uma noz ou o cone fibroso de um pinheiro – é uma defesa, se, como conseqüência, o consumidor a consome menos. A planta verde não usa seus recursos energéticos para fugir e, assim, pode tê-los em maior disponibilidade para investir em estruturas defensivas ricas em energia. Além disso, é provável que a maioria das plantas verdes seja relativamente superabastecida de recursos energéticos, podendo utilizá-los na formação de envoltórios de sementes e espinhos lenhosos em caules – principalmente de celulose e lignina –, protegendo, assim, nos embriões e meristemas, as autênticas riquezas: os escassos recursos de nitrogênio, fósforo, potássio, etc.

As sementes correm maior risco de predação quando recém-amadurecidas e ainda ligadas às plantas-mãe, em um cone ou ovário, mas seu valor praticamente desaparece tão logo a cápsula se abre e elas se dispersam. Por exemplo, as sementes de papoulas silvestres são liberadas através de uma série de poros situados no ápice da cápsula, quando esta é agitada pelo vento. Duas dessas espécies, *Papaver rhoeas* e *P. dubium*, abrem os poros tão logo a semente esteja madura e, muitas vezes, as cápsulas se tornam vazias no dia seguinte. Duas outras espécies, *P. argemone* e *P. hybridum*, possuem sementes grandes em relação ao tamanho dos poros da cápsula, e a dispersão é um processo lento durante os meses de outono e inverno. As cápsulas dessas espécies são defendidas mediante espinhos. A papoula cultivada (*P. somniferum*), ao contrário, foi selecionada por fitotecnistas para não dispersar suas sementes – os poros das cápsulas não se abrem. Por esse motivo, as aves podem ser uma praga devastadora da papoula cultivada; elas rompem as cápsulas em busca de alimento rico em óleo e proteína. Os humanos, naturalmente, selecionaram a retenção e não a dispersão das sementes na maioria das suas culturas, tornando-as alvos fixos para as aves granívoras.

3.7.4 Defesas químicas

O reino vegetal é muito rico em compostos químicos que aparentemente não desempenham um papel nas suas rotas bioquímicas normais. Entre esses metabólitos "secundários", encontram-se desde moléculas simples, como o ácido oxálico e o cianureto, até moléculas mais complexas, como glucosinolatos, alcalóides terpenóides, saponinas, flavonóides e taninos (Futuyma, 1983). Muitos desses compostos são tóxicos para uma ampla gama de consumidores potenciais. As populações do trevo-branco (*Trifolium repens*), por exemplo, são comumente polimórficas quanto à capacidade de liberar ácido cianídrico quando seus tecidos são atacados. Os indivíduos sem a capacidade de gerar ácido cianídrico são consumidos por lesmas: as formas cianogênicas são mordiscadas, mas rejeitadas. Muitos pesquisadores admitem que a proteção contra consumidores propiciou a pressão seletiva que favoreceu a produção de tais metabólitos. Muitos outros, no entanto, questionam se a força seletiva é suficientemente poderosa para isso (sua produção pode ser onerosa para as plantas, em termos de nutrientes essenciais) e têm indicado outras propriedades desses compostos: por exemplo, como protetores contra a radiação ultravioleta (Shirley, 1996). Entretanto, nos poucos casos de experimentos de seleção já realizados, as plantas cultivadas na presença de consumidores tiveram um aumento das defesas contra esses inimigos, em relação às plantas-controle cultivadas na ausência de consumidores (Rausher, 2001). Mais adiante, no Capítulo 9, quando examinarmos de maneira mais detalhada a interação entre predadores e suas presas, trataremos dos custos e benefícios da defesa da presa (especialmente vegetal), para ela própria e seus consumidores. Aqui, nos concentraremos na natureza dessas defesas.

Se as atenções dos herbívoros selecionam metabólitos defensivos vegetais, então, igualmente, esses metabólitos selecionarão adaptações em herbívoros que podem superá-los: uma "corrida armamentista" coevolutiva clássica. Isso, contudo, sugere que as plantas deveriam tornar-se sempre mais nocivas e os herbívoros sempre mais especializados, não explicando por que existem tantos herbívoros generalistas, capazes de se alimentar de muitas plantas (Cornell e Hawkins, 2003). Uma resposta foi sugerida pela "teoria da aparência" (Feeny, 1976; Rhoades e Cates, 1976). Ela se baseia na observação segundo a qual os compostos químicos nocivos de origem vegetal, de modo geral, podem ser classificados em dois tipos: (i) compostos químicos tóxicos (ou qualitativos), que são venenosos mesmo em quantidades pequenas; (ii) compostos químicos redutores da digestão (ou quantitativos), que atuam em proporção à sua concentração. Os taninos são um exemplo do segundo tipo. Eles ligam proteínas, fazendo com que os tecidos, como os de folhas maduras do carvalho, se tornem relativamente indigeríveis. A teoria, além disso, supõe que os compostos químicos tóxicos, devido à sua especificidade, provavelmente são o fundamento de uma corrida armamentista, exigindo de um herbívoro uma resposta que também seja simples e específica; já os compostos químicos que tornam as plantas indigeríveis são muito mais difíceis de superar.

A teoria da aparência, então, propõe que plantas efêmeras, de vida relativamente curta (ditas "não-aparentes") são protegidas de consumidores devido ao caráter imprevisível do seu aparecimento no espaço e no tempo. Portanto, elas precisam investir menos na defesa do que as espécies de vida longa ("aparentes"), como as árvores. Além disso, estas últimas, precisamente por serem aparentes durante períodos longos e previsíveis a um grande número de herbívoros, deveriam investir em compostos químicos redutores da digestão, que, embora onerosos, oferecem a elas uma ampla proteção. As espécies não-aparentes, por sua vez, necessitariam produzir toxinas somente se estivessem sujeitas a coevoluir com alguns predadores especializados.

A teoria da aparência, ao incorporar idéias sobre co-evolução, faz, por isso, várias previsões (Cornell e Hawkins, 2003). A mais óbvia é que as plantas não-aparentes são protegidas com mais probabilidade por compostos tóxicos simples do que por compostos mais complexos inibidores da digestão. Isso pode ser observado nas alterações das defesas químicas de algumas plantas em função das mudanças de estações. Por exemplo, na samambaia *Pteridium aquilinum*, as folhas jovens, que se abrem através do solo na primavera, são menos aparentes a potenciais herbívoros do que a frondosa folhagem do final do verão. As folhas jovens são ricas em glucosinolatos cianogênicos, e a concentração de taninos cresce regularmente, até atingir seu máximo em folhas maduras (Rhoades e Cates, 1976).

Uma previsão mais sutil da teoria é que os herbívoros especialistas, ao terem evoluído na superação de determinados compostos químicos, deveriam ter um desempenho melhor quando diante de tais compostos. Já os generalistas, tendo investido em um bom desempenho quando diante de uma ampla gama de compostos químicos, deveriam ter um desempenho inferior quando diante de compostos químicos que provocaram respostas coevolutivas de especialistas. Isso é sustentado por uma análise de uma ampla gama de conjuntos de dados para insetos herbívoros consumindo dietas artificiais com adição de compostos químicos (892 combinações de insetos/compostos químicos).

As plantas, além disso, podem diferir em suas defesas químicas, não somente de espécies para espécies, mas também dentro de um indivíduo. Segundo a "teoria da defesa ótima", quanto mais importante um órgão ou tecido for para a eficácia do organismo, melhor ele será protegido. No presente contexto, essa teoria prevê que as partes vegetais mais importantes deveriam ser protegidas por ***compostos químicos constitutivos*** (produzidos todo tempo), e as partes menos importantes deveriam contar com ***compostos químicos induzíveis***, produzidos apenas em resposta ao dano e, portanto, com custos mais baixos para as plantas (McKey, 1979; Strauss et al., 2004). Isso é confirmado, por exemplo, pelo estudo com rabanete

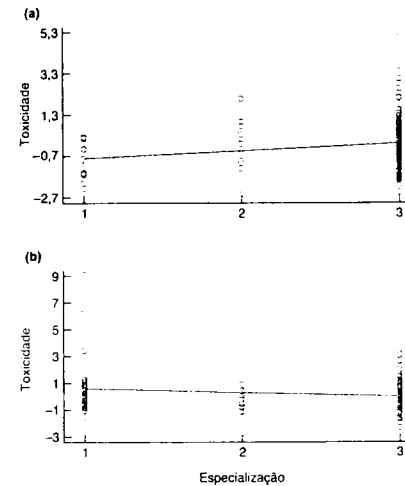



FIGURA 3.25 Por meio da combinação de dados de vários estudos publicados, os herbívoros foram divididos em três grupos: 1. especialistas (alimentam-se de uma ou duas famílias vegetais); 2. oligófagos (3 a 9 famílias); 3. generalistas (mais do que nove famílias). As substâncias químicas foram divididas em dois grupos: (a) as que são e (b) as que não são encontradas nos hospedeiros normais de especialistas e oligófagos. Com a crescente especialização, (a) os herbivoros sofreram decréscimo da mortalidade por compostos químicos que não provocaram uma resposta coevolutiva de herbívoros especialistas, mas (b) sofreram mortalidade mais alta por compostos químicos que não provocaram tal resposta. Regressões: (a) $y = 0{,}33x - 1{,}12$; $r^2 = 0{,}032$; $t = 3{,}25$; $P = 0{,}0013$; (b) $y = 0{,}93 - 0{,}36x$; $r^2 = 0{,}049$; $t = -4{,}35$; $P < 0{,}00001$ (segundo Cornell e Hawkins, 2003).

selvagem (*Raphanus sativus*), em que os indivíduos foram submetidos à herbivoria por larvas da borboleta *Pieris rapae*, ou mantidos como controles não-manipulados (Strauss *et al.*, 2004). Nessa espécie polinizada por insetos, as pétalas (e todas as partes da flor) são muito importantes para a eficácia biológica (*fitness*). As concentrações de glucosinolatos protetores foram duas vezes mais altas nas pétalas do que nas folhas não-danificadas; nas pétalas, esse níveis mantiveram-se quase iguais, independentemente se elas foram danificadas ou não (Figura 3.26). As folhas, por outro lado, têm bem menos influência direta na eficácia biológica: elas podem passar por níveis altos de dano foliar sem qualquer efeito mensurável sobre o rendimento reprodutivo. Conforme já observado, os níveis constitutivos de glucosinolatos foram baixos; mas em folhas danificadas, as concentrações (induzidas) foram até mais altas do que nas pétalas.

Resultados semelhantes foram obtidos para a alga marinha parda, *Sargassum filipendula*, cujo apreensório na base é o tecido mais valioso, pois sem ele a planta ficaria solta na água (Taylor *et al.*, 2002). Ele é protegido por compostos químicos quantitativos, onerosos e constitutivos, e as partes mais jovens

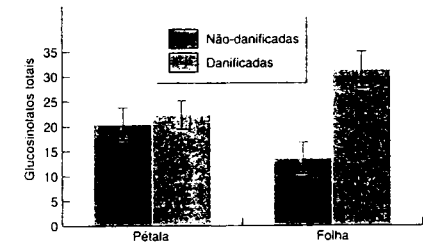



FIGURA 3.26 Concentrações de glucosinolatos ($\mu g\ mg^{-1}$de massa seca) nas pétalas e folhas de rabanete silvestre, *Raphanus sativus*, não-danificadas ou danificadas por larvas de *Pieris rapae*. As barras representam os erros-padrão (segundo Strauss *et al.*, 2004).

dos talos (efetivamente, caules), menos valiosas e localizadas no ápice da planta, foram protegidas apenas por compostos químicos tóxicos induzidos pelo pastejo.

Os animais possuem mais opções de defesa do que as plantas, mas, ainda assim, alguns utilizam compostos químicos. Em alguns grupos de gastrópodes, por exemplo, incluindo os cauris, ocorrem secreções defensivas de ácido sulfúrico com pH 1 ou 2. Outros animais, que podem tolerar as defesas químicas do seu alimento vegetal, armazenam essas substâncias e as utilizam em sua própria defesa. Um exemplo clássico é a borboleta-monarca (*Danaus plexippus*), cujas larvas se alimentam de asclépias (*Asclepias* spp.). As asclépias contêm metabólitos secundários e glicosídeos cardíacos, que afetam a pulsação de vertebrados e são tóxicos para mamíferos e aves. As larvas da monarca podem armazenar o veneno, que permanece ainda nos adultos, os quais, como conseqüência, são completamente inaceitáveis para aves predadoras. Um gaio (*Cianocitta cristata*), inexperiente (isto é, um animal que nunca experimentou uma borboleta-monarca), após consumir uma monarca, vomitará intensamente e, uma vez recuperado, rejeitará todas as outras. As monarcas criadas sobre couves, ao contrário, são comestíveis (Brower e Corvinó, 1967).

As defesas químicas não são igualmente efetivas contra todos os consumidores. De fato, o que é inaceitável para alguns animais pode ser a dieta escolhida, e até mesmo a única, de outros. Afinal, como conseqüência inevitável de ter desenvolvido resistência às defesas de uma planta, um consumidor obteve acesso a um recurso indisponível à maioria das outras espécies (ou a todas). Por exemplo, a leguminosa tropical *Dioclea metacarpa* é tóxica a quase todas as espécies de insetos, pois contém um aminoácido não-protéico, L-canavanina, que os insetos incorporam às suas proteínas no lugar de arginina. Porém, uma espécie de besouro, *Caryedes brasiliensis*, desenvolveu uma tRNA sintetase modificada, que faz a distinção entre L-canavanina e arginina, de modo que suas larvas se alimentam unicamente de *D. metacarpa* (Rosenthal *et al.*, 1976).

3.7.5 Cripsia, aposematismo e mimetismo

Um animal pode ser menos óbvio a um predador se igualar-se ao seu meio ou possuir um padrão que altere o seu perfil, ou se parecer com um atributo não-comestível do seu ambiente. Bons exemplos de *cripsia* são a coloração verde de muitos gafanhotos e larvas, bem como a transparência de muitos animais planctônicos que habitam as camadas superficiais de oceanos e lagos. Os casos mais dramáticos são o peixe-sargaço (*Histrio pictus*), cujo perfil corporal imita o sargaço (alga parda) onde ele é encontrado, ou a larva da borboleta vice-rei (*Limenitis archippus*), que tem a forma de excremento de ave. Animais crípticos podem ser altamente palatáveis, mas sua morfologia e cor (e sua escolha do meio apropriado) reduzem a probabilidade de serem utilizados como recurso.

Enquanto a cripsia pode ser uma estratégia defensiva para um organismo palatável, animais nocivos ou perigosos dão a impressão de uma advertência, mediante brilho, bem como por cores e formas vistosas. Este fenômeno é identificado como *aposematismo*. A borboleta-monarca tem uma coloração aposemática, assim como sua larva, que seqüestra os glucosinolatos cardíacos defensivos encontrados em seu alimento. O argumento evolutivo usual para esse fenômeno é o seguinte: a coloração vistosa será favorecida porque a presa nociva será reconhecida (memorizada) pelos predadores que a comeram. Assim, a borboleta-monarca será protegida, enquanto os custos de "educação" do predador serão compartilhados entre os membros da população da presa vistosa. Esse argumento, contudo, não responde como as presas vistosas e nocivas surgiram no primeiro local, pois é provável que, quando inicialmente raras, elas tenham sido eliminadas repetidas vezes por predadores inexperientes (isto é, "não-educados") (Speed e Ruxton, 2002). Uma possível resposta é que predadores e presas coevoluíram: em cada geração – a partir de uma mistura original de presas vistosas e não-vistosas, nocivas e comestíveis –, presas vistosas comestíveis são eliminadas. Como as presas vistosas se tornam, por isso, desproporcionalmente nocivas, os predadores desenvolveram uma cautela maior por presas vistosas (Sherratt, 2002).

A adoção de padrões corporais vistosos por parte de presas repugnantes imediatamente também abre a porta para enganar outras espécies, pois será uma nítida vantagem evolutiva para uma presa palatável ("o mimico") que ela se assemelhe a uma espécie impalatável ("o modelo") (mimetismo batesiano). Voltando ao caso da borboleta-monarca, verificamos que o adulto da borboleta vice-rei palatável mimetiza a monarca repugnante, e um gaio, que aprendeu a evitar monarcas, evitará também vice-reis. Para uma presa repugnante de coloração aposemática haverá também uma vantagem em assemelhar-se a uma outra (mimetismo mülleriano), embora permaneçam muitas questões não-respondidas quanto ao final exato do mimetismo batesiano e ao começo do mimetismo mülleriano, em parte porque existem mais pontos de vista teóricos do que dados consistentes que possam distingui-los (Speed, 1999).

Vivendo em tocas, determinados animais (p. ex., milípedes e toupeiras) podem evitar a estimulação de receptores sensoriais de predadores, e, ao "se fingirem de mortos" (p. ex., o gambá [*Didelphis virginiana*] e o esquilo africano), os animais não estimulam uma resposta de ataque do predador. Os animais que se escondem em um abrigo já preparado (p. ex., coelhos e marmotas em suas tocas, caracóis em suas conchas) ou que se enrolam e protegem suas partes vulneráveis por meio de uma estrutura exterior resistente (p. ex., tatus e isópodes) reduzem sua chance de captura, mas limitam suas vidas à possibilidade de o potencial predador não poder romper suas defesas. Outros animais parecem tentar enganar para se livrarem de dificuldades, utilizando dispositivos de ameaça. A resposta de alarme de mariposas e borboletas, que expõem subitamente os ocelos de suas asas, é um exemplo disso. Sem dúvida, a fuga é a resposta comportamental mais comum de um animal em perigo de ser capturado.

3.8 Uma classificação dos recursos e o nicho ecológico

Vimos que cada planta requer muitos recursos diferentes para completar seu ciclo vital, e a maioria delas necessita do mesmo grupo de recursos, embora em proporções sutilmente distintas. Cada um dos recursos deve ser obtido independentemente dos outros e, muitas vezes, por mecanismos de absorção totalmente diferentes – alguns como íons (potássio), alguns como moléculas (CO_2), alguns em solução, alguns sob forma gasosa. O carbono não pode ser substituído pelo nitrogênio, nem o fósforo pelo potássio. O nitrogênio pode ser absorvido pela maioria das plantas sob forma de nitrato ou como íons amônio, mas não existe um substituto do próprio nitrogênio. Para muitos carnívoros, ao contrário, as presas de tamanho semelhante praticamente se equivalem como itens da dieta. Esse contraste, entre recursos que são individualmente *essenciais* para um organismo e os que são *substituíveis*, pode estender-se para uma classificação de recursos captados em pares (Figura 3.27).

Nessa classificação, a concentração ou a quantidade de um recurso é registrada no eixo do *x*, e a do outro recurso, no eixo do *y*. Sabemos que as diferentes combinações dos dois recursos sustentarão taxas de crescimento distintas do organismo em questão (trata-se do crescimento individual ou do crescimento populacional). Assim, podemos unir os pontos (isto é, as combinações de recursos) com as mesmas taxas de crescimento, obtendo contornos ou "isolinhas" de crescimento igual. Na Figura 3.27, a linha B é, em cada caso, uma isolinha de crescimento liquido *zero*: qualquer uma das combinações de recursos representadas nessas linhas permite que o organismo se mantenha, sem aumentar, nem diminuir. As isolinhas A, com menos recursos do que as B, unem combinações com a mesma taxa *negativa* de crescimento; por outro lado, as isolinhas C, com mais recursos do que as B, unem combinações com a mesma taxa *positiva* de crescimento. Como veremos, as formas das isolinhas variam com a natureza dos recursos.

3.8.1 Recursos essenciais

Dois recursos são considerados *essenciais* quando um não pode substituir o outro. Assim, o crescimento que pode ser proporcionado pelo recurso 1 depende completamente da quantidade disponível do recurso 2, e vice-versa. Isso é indicado na Figura 3.27a pelas isolinhas orientadas paralelamente a ambos os eixos. Elas se dispõem assim porque a quantidade disponível de um recurso define uma taxa de crescimento máxima disponível, independenteente da quantidade do outro recurso. Essa taxa de crescimento é alcançada, a menos que a quantidade disponível do outro recurso defina uma taxa de crescimento ainda mais baixa. Isso ocorrerá para o nitrogênio e o potássio como recursos para o crescimento de plantas verdes, e para os dois hospedeiros obrigatórios que um parasito ou um patógeno devem alternar durante seu ciclo vital (ver Capítulo 12).

3.8.2 Outras categorias de recursos

Dois recursos são considerados *perfeitamente substituíveis* quando qualquer um pode substituir totalmente o outro. Isso é o que acontece com as sementes de trigo ou cevada na dieta de um frango no criadouro ou com zebras e gazelas na dieta de um leão. Observe que isso não significa dizer que os dois recursos são igualmente bons. Esta característica (perfeitamente substituíveis, mas que podem não ser qualitativamente iguais) é ilustrada na Figura 3.27b pelas isolinhas, cujas inclinações não seccionam ambos os eixos na mesma distância a partir da origem. Assim, na Figura 3.27b, na ausência do recurso 2, o organismo necessita de uma quantidade relativamente pequena do recurso 1, mas na ausência do recurso 1, ele precisa de uma quantidade relativamente grande do recurso 2.

Os recursos substituíveis são definidos como *complementares* se as isolinhas se curvarem em direção à origem (Figura 3.27c). Essa forma significa que uma espécie necessita de uma quantidade menor de dois recursos consumidos juntos do que quando consumidos de forma separada. Um bom exemplo é a dieta humana vegetariana, combinando certos tipos de feijão com arroz. O feijão é rico em lisina, um aminoácido essencial pouco representado no arroz, e este é rico em aminoácidos compostos de enxofre, presentes em concentrações baixas no feijão.

Os recursos substituíveis cujas isolinhas se curvam afastando-se da origem das coordenadas são definidos como *antagônicos* (Figura 3.27d). Essa forma das isolinhas indica que, para manter uma determinada taxa de crescimento, uma espécie necessita de uma quantidade proporcionalmente maior de recursos, quando esses são consumidos juntos em vez de separadamente. Isso poderia se manifestar, por exemplo, se os recursos contivessem compostos tóxicos distintos que agem sinergicamente (mais do que a simples soma) sobre seu consumidor. Por exemplo, o ácido D, L-pipecólico e o ácido djenkólico (dois defensivos químicos em certas sementes) não tiveram um efeito significativo sobre o crescimento da larva granívora de um besouro bruquídeo quando consumidos separadamente, mas exerceram um efeito pronunciado quando ingeridos juntos (Janzen et al., 1977).

Por fim, a Figura 3.27e ilustra o fenômeno da *inibição* para níveis elevados de recursos (para um par de recursos essenciais): recursos essenciais, mas que se tornam prejudiciais quando consumidos em excesso. O CO_2, a água e os nutrientes minerais (como o ferro) são necessários para a fotossíntese, mas cada um é letal em quantidades excessivas. Analogamente, a luz provoca um aumento das taxas de crescimento das plantas em uma ampla faixa de intensidades, mas pode inibir o crescimento se suas intensidades forem demasiado elevadas. Em tais casos, as isolinhas formam curvas fechadas, pois o crescimento diminui com um aumento dos recursos em níveis muito altos.

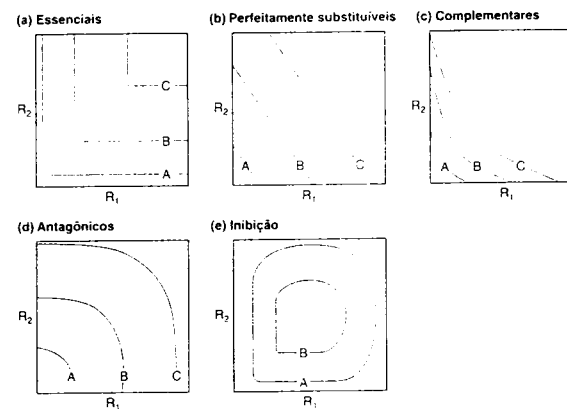



FIGURA 3.27 Isolinhas de crescimento dependentes dos recursos. Cada uma das isolinhas de crescimento representa as quantidades de dois recursos (R_1 e R_2) que deveriam existir em um hábitat para que uma população mostrasse uma determinada taxa de crescimento. Uma vez que essa taxa aumenta com a disponibilidade de recursos, as isolinhas mais distantes da origem representam as taxas de crescimento mais altas da população – a isolinha A tem uma taxa de crescimento negativa, a isolinha B, uma taxa zero, e a isolinha C, uma taxa positiva. (a) Recursos essenciais; (b) perfeitamente substituíveis; (c) complementares; (d) antagônicos; (e) inibição (segundo Tilman, 1982).

3.8.3 Dimensões de recursos do nicho ecológico

No Capítulo 2, desenvolvemos o conceito de nicho ecológico como um hiper-volume *n*-dimensional. Isso define os limites nos quais uma determinada espécie pode sobreviver e reproduzir-se, para um elevado número (*n*) de fatores ambientais, incluindo tanto as condições quanto os recursos. Observe, portanto, que as isolinhas de crescimento zero da Figura 3.27 definem os limites dos nichos em duas dimensões. As combinações de recursos que ficam de um lado da linha B permitem o crescimento dos organismos – mas no outro lado da linha os organismos diminuem.

As dimensões em recursos do nicho de uma espécie, às vezes, podem ser representadas de uma maneira semelhante à adotada para as condições, com limites inferiores e superiores dentro dos quais ela pode se desenvolver. Assim, a capacidade de um predador em detectar e capturar situa-se entre os limites inferior e superior de tamanho de suas presas. Para outros recursos, como os nutrientes minerais para as plantas, pode haver um limite inferior abaixo do qual os indivíduos não podem crescer e reproduzir-se, mas é possível que não exista um limite superior (Figura 3.27a-d). No entanto, muitos recursos devem ser considerados como entidades discretas, em vez de variáveis contínuas. As larvas de borboletas do gênero *Heliconius* precisam de folhas de *Passiflora* como alimento; as da borboleta-monarca se especializam em plantas da família das Asclepiadaceae; e muitas espécies de animais necessitam de locais para nidificação com características especiais. Tais recursos não podem ser representados ao longo de um eixo contínuo de coordenadas com a denominação "espécies vegetais forrageiras", por exemplo. Em vez disso, a dimensão do nicho da planta forrageira ou do local de nidificação deve ser definida simplesmente por uma lista restrita dos recursos apropriados.

Juntos, então, condições e recursos definem um nicho de uma espécie. No próximo capítulo, examinaremos mais detalhadamente as respostas fundamentais dos organismos às condições e recursos: seus padrões de crescimento, de sobrevivência e de reprodução.

Resumo

Os recursos são fatores necessários a um organismo, cujas quantidades podem ser reduzidas pela sua atividade. Portanto, os organismos podem competir para capturar uma parte de um recurso limitado.

Os organismos autotróficos (plantas verdes e certas bactérias) assimilam recursos inorgânicos em conjuntos de moléculas orgânicas (proteínas, carboidratos, etc.). Eles se tornam os recursos de organismos heterotróficos, que participam de uma cadeia de eventos em que cada consumidor de um recurso torna-se, por sua vez, um recurso para um outro consumidor.

A radiação solar é a única fonte de energia que pode ser usada em atividades metabólicas das plantas verdes. Durante a fotossíntese, a energia radiante é convertida em compostos de carbono ricos em energia, que depois serão decompostos na respiração. Porém, o aparato fotossintético tem acesso à energia apenas na faixa de ondas da "energia fotossinteticamente ativa". Examinamos as variações na intensidade e qualidade da radiação, bem como as respostas das plantas a tais variações. Estudamos, também, as soluções estratégicas e táticas adotadas pelas plantas para resolver os conflitos entre fotossíntese e conservação de água.

O dióxido de carbono é também essencial para a fotossíntese. Foram examinadas as variações em sua concentração e suas conseqüências, incluindo aumentos globais ao longo do tempo e aqueles em escalas espaciais menores. Existem três rotas de fixação do carbono na fotossíntese: C_3, C_4 e CAM. São explicitadas as diferenças entre essas rotas e as suas conseqüências ecológicas.

A água é um recurso crítico para todos os organismos. Nas plantas, examinamos como as raízes "forrageiam" a água e a dinâmica das zonas de esgotamento dos recursos ao redor das raízes, para a água e os nutrientes minerais. Os nutrientes minerais são classificados de modo geral em macronutrientes e elementos-traço, sendo que cada um penetra independentemente na planta, como um íon ou uma molécula; eles têm propriedades características de absorção no solo e de difusão, o que afeta a sua acessibilidade para a planta.

O oxigênio é um recurso para animais e plantas. Ele torna-se limitante mais rapidamente em ambientes aquáticos e alagados. Quando a matéria orgânica se decompõe em um ambiente aquático, a respiração microbiana pode reduzir tanto esse recurso a ponto de restringir alguns tipos de animais superiores que poderiam persistir.

Entre os heterótrofos, explicamos as diferenças entre saprótrofos, predadores, pastadores e parasitos, bem como entre especialistas e generalistas.

A razão carbono:nitrogênio de tecidos vegetais comumente supera muito a de bactérias, fungos e animais. Por isso, os principais produtos residuais de organismos que consomem plantas são compostos ricos em carbono. Os principais produtos de excreção dos carnívoros, ao contrário, são nitrogenados. As diferentes partes de uma planta têm composições muito distintas. Como conseqüência, os pequenos herbívoros, na maioria, são especialistas. A composição dos corpos de herbívoros distintos é significativamente semelhante.

A maior parte das fontes de energia potencialmente disponíveis para herbívoros compreende celulose e ligninas, mas a maioria dos animais não dispõe de celulases – um enigma evolutivo. Em vertebrados herbívoros, explicamos como a taxa de ganho de energia de diferentes recursos alimentares é determinada pela estrutura do intestino.

Os recursos vivos são defendidos de maneira característica: fisicamente, mediante substâncias químicas, ou por cripsia, aposematismo ou mimetismo. Isso pode levar a uma corrida armamentista coevolutiva entre o consumidor e o consumido.

A teoria da aparência e a teoria da defesa ótima procuram revelar o sentido da distribuição de diferentes compostos químicos protetores, em especial os constitutivos e os induzidos, em distintas espécies vegetais e partes das plantas.

Tomando os recursos aos pares, os gráficos para os consumidores de isolinhas de crescimento líquido zero permitem que os pares de recursos sejam classificados como essenciais, perfeitamente substituíveis, complementares, antagônicos ou revelando inibição. As isolinhas de crescimento líquido zero definem um limite de um nicho ecológico de uma espécie.

Capítulo 4
Natalidade, Mortalidade e História de Vida

4.1 Introdução: um fato ecológico da vida

Neste capítulo, mudaremos o enfoque de nossa abordagem. Não estaremos muito ocupados com as interações entre os organismos e seus ambientes físicos, mas sim com a quantidade desses indivíduos e os processos envolvidos nas mudanças numéricas deles.

A esse respeito, há um fundamental fato ecológico da vida:

$$N_{agora} = N_{anterior} + B - D + I - E. \qquad (4.1)$$

Segundo esta equação, o número de indivíduos de uma espécie determinada que ocupa um local de interesse (N_{agora}) é igual ao número prévio de indivíduos ($N_{anterior}$) somado ao número de nascimentos entre o momento anterior e o atual (B), excluindo-se o número de mortos (D), somando o número de imigrantes (I) e, finalmente, excluindo o número de emigrantes durante esse mesmo período (E).

Essa equação define o principal objetivo da ecologia: descrever, explicar e entender a distribuição e a abundância dos organismos. Os ecólogos se interessam pelo número de indivíduos, pela sua distribuição, pelos processos demográficos que estão influenciando essa variação numérica (natalidade, mortalidade, imigração e emigração) e em como tais processos são influenciados pelos fatores ambientais.

4.2 O que é um indivíduo?

4.2.1 Organismos unitários e modulares

Nosso "fato ecológico da vida", contudo, infere que todos os organismos vivos são similares, o que é falso em muitos casos. Primeiramente, quase todas as espécies passam por *estágios* em seus ciclos de vida, por exemplo, a metamorfose dos insetos, de ovos a larvas – passando, às vezes, por pupas – e então a adultos; as plantas, que passam de sementes a plântulas e adultos fotossintetizantes; entre outros. É provável que os diferentes estágios sejam influenciados por fatores distintos e tenham taxas diferentes de dispersão (imigração e emigração), mortalidade e reprodução.

os indivíduos diferem em seus estágios de ciclo de vida e sua condição

Além disso, mesmo em um determinado estágio de ciclo de vida, os indivíduos podem diferir quanto à "qualidade" ou "condição". O aspecto mais óbvio é o tamanho, sendo muito comum, por exemplo, indivíduos possuírem quantidades diferentes de reservas estocadas.

organismos unitários

Uma uniformidade entre os indivíduos de uma espécie é especialmente improvável quando os organismos são *modulares* em vez de *unitários*. Nos organismos unitários, a forma é altamente determinável: por exemplo, todos os cães possuem quatro patas, todas as lulas possuem dois olhos, etc. Os humanos são exemplos perfeitos de organismos unitários. A vida começa quando um espermatozóide fertiliza o óvulo, para formar um zigoto. Este se implanta na parede do útero, iniciando o complexo desenvolvimento embriológico. Em torno de seis semanas, o feto já possui nariz, olhos, ouvidos e membros reconhecíveis, que permanecerão assim até o indivíduo morrer (não levando em consideração acidentes durante a vida). O feto continuará a crescer até o nascimento, continuando o seu desenvolvimento até cerca dos 18 anos de vida. No entanto, não haverá mudanças na forma (diferentemente do tamanho), exceto com pequenas diferenças relacionadas à maturação sexual. A fase reprodutiva se estenderá por cerca de 30 anos para as mulheres e um pouco mais para os homens. Segue-se uma fase de senescência. A morte pode ocorrer em qualquer etapa desse ciclo, porém, tal como a forma, para os indivíduos sobreviventes a sucessão de fases é totalmente previsível.

organismos modulares

Em organismos modulares (Figura 4.1), por outro lado, a forma e o tempo de desenvolvimento são imprevisíveis. O zigoto se desenvolve em uma unidade de construção (um módulo, como uma folha, com sua conseqüente extensão de caule), a qual produzirá módulos subseqüentes similares. Os indivíduos são compostos por um número de

(a)

(b)

(c)

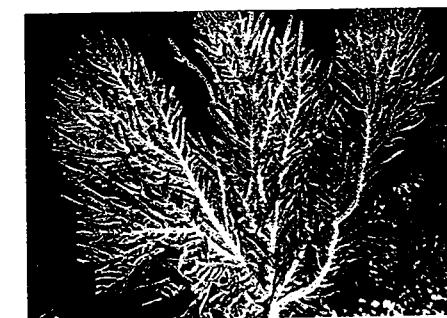
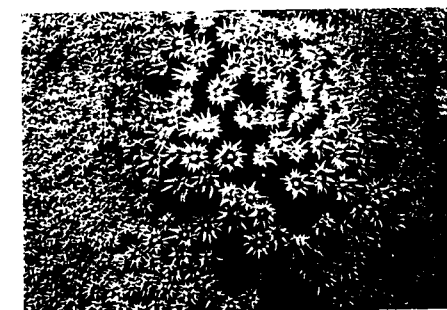
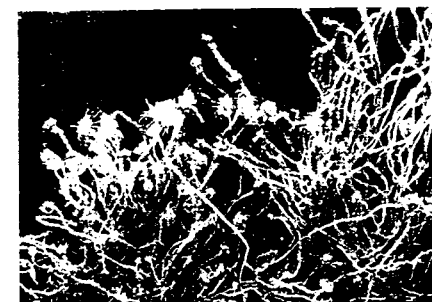
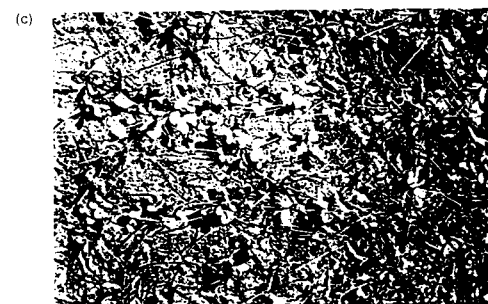



FIGURA 4.1 Plantas (à esquerda) e animais (à direita) modulares, mostrando as semelhanças na morfologia entre eles. *(página anterior)* (a) Organismos que desprendem partes à medida que crescem: lentilha d'água (*Lemna* sp.) e *Hydra* sp. (b) Organismos livremente ramificados nos quais os módulos estão dispostos sobre "pedúnculos": um ramo vegetativo de uma planta superior (*Lonicera japonica*) com folhas (módulos alimentares) e um ramo reprodutivo e uma colônia de hidróides (*Obelia*) com módulos alimentares e reprodutivos. (c) Organismos estoloníferos cujas colônias se propagam lateralmente, permanecendo ligadas pelos "estolões" ou rizomas: um indivíduo de moranguinho (*Fragaria*) e uma colônia do hidróide *Tubularia crocea*. (*acima*) (d) Colônias de módulos firmemente ligados: uma moita de *Saxifraga bronchialis* e um segmento do coral *Turbinaria reniformis*. (e) Módulos acumulados em um suporte não mais vivo, porém persistente: um carvalho (*Quercus robur*) em que o suporte é constituído de tecidos lenhosos derivados de módulos anteriores e uma gorgônia coralínea no qual o suporte é constituído de tecidos calcificados de módulos anteriormente vivos (ver Figura 9 do encarte).

([a], esquerda, © "Visuals Unlimited"/ John D. Cunningham; direita, © "Visuals Unlimited"/ Larry Stepanowicz; (b) esquerda, © "Visuals Unlimited"; direita, © "Visuals Unlimited"/ Larry Stepanowicz; (c) esquerda, © "Visuals Unlimited"/ Science VU; direita, © "Visuals Unlimited"/ John D. Cunningham; (d) esquerda, © "Visuals Unlimited"/ Gerald e Buff Corsi; direita, © "Visuals Unlimited"/ Dave B. Fleetham; (e) esquerda, © "Visuals Unlimited"/ Silwood Park; direita, © "Visuals Unlimited"/ Daniel W. Gotshall.

módulos bastante variável, e o seu programa de desenvolvimento muito depende de sua interação com o ambiente. Esses organismos quase sempre formam uma estrutura ramificada e, excetuando a fase juvenil, são eficientemente imóveis. A maioria das plantas é constituída de módulos, formando o grupo mais comum desses organismos modulares. Há, contudo, muitos grupos importantes de animais modulares (na verdade, cerca de 19 filos, incluindo esponjas, hidróides, corais, briozoários e ascídias coloniais), além de muitos protistas e fungos. Em Harper e colaboradores (1986a), Hughes (1989), Room e colaboradores (1994) e Collado-Vides (2001) podem ser encontradas revisões sobre crescimento, forma, ecologia e evolução de uma variedade de organismos modulares.

Desse modo, as potencialidades para diferenças individuais são muito maiores em organismos modulares do que em unitários. Por exemplo, um indivíduo de *Chenopodium album*, uma espécie vegetal anual, pode florescer e produzir sementes quando tiver apenas 50 mm de altura, se crescer em condições ambientais adversas ou com muitos indivíduos. Todavia, sob condições ideais, ela pode atingir 1 m de altura e produzir 50 mil vezes mais sementes. É esta modularidade e as taxas diferenciadas de nascimento e mortalidade de partes desse vegetal que originam sua plasticidade.

O módulo fundamental para o crescimento de uma planta superior acima do solo é a folha, com sua gema axi-

lar, acompanhada do entrenó. À medida que se desenvolve e cresce, a gema produz mais folhas, cada uma com gemas nas suas axilas. A planta, assim, cresce por meio do acúmulo desses módulos. Em um determinado estágio do desenvolvimento, surge um novo conjunto de módulos, associado à reprodução (p. ex., as flores em plantas superiores), dando origem a novos zigotos. Os módulos especializados na reprodução em geral param de originar novos módulos. As raízes de uma planta também são unidades modulares, embora totalmente diferentes (Harper *et al.*, 1991). O programa de desenvolvimento em organismos modulares é tipicamente determinado pela proporção de módulos que estão alocados para diferentes funções (p. ex., reprodução ou crescimento continuado).

4.2.2 Formas de crescimento de organismos modulares

Uma diversidade de formas de crescimento e arquiteturas, produzidas pelo crescimento modular em animais e plantas, está ilustrada na Figura 4.1 (ver Figura 9 do encarte). Os organismos modulares podem ser amplamente divididos naqueles que apresentam crescimento vertical e naqueles que expandem seus módulos lateralmente, sobre ou dentro de um substrato. Muitas plantas produzem novos sistemas de raízes associados a um caule que se estende lateralmente: essas são as plantas estoloníferas e rizomatosas. As conexões entre as partes destas plantas podem morrer e se desprender, e o produto do zigoto original torna-se representado por partes fisiologicamente separadas. (Módulos com o potencial de existirem separados são chamados de "rametas".) Os exemplos mais extremos de plantas que "caem em pedaços" à medida que crescem são as muitas espécies aquáticas flutuantes, como a lentilha d'água (*Lemna*) e o aguapé (*Eichhornia*). Açudes e lagos ou rios podem ser ocupados em sua totalidade por partes modulares independentes e separadas, produzidas por um único zigoto.

As árvores são exemplos supremos de plantas que apresentam crescimento predominantemente vertical. Uma característica peculiar que distingue árvores e arbustos de muitas plantas herbáceas é o sistema que conecta os módulos entre si e estes ao sistema de raízes. Esse sistema não se decompõe; ao contrário, ele se espessa com tecido lenhoso, o que lhe confere um caráter perene. A maior parte da estrutura de um indivíduo lenhoso é morta, com uma delgada camada de tecidos vivos imediatamente abaixo da casca morta. Um desses tecidos é o câmbio, um meristema que produz continuamente novos tecidos e, com isso, adiciona ao tronco da árvore camadas que se tornarão material morto. Isso provê resistência ao indivíduo, ao mesmo tempo em que soluciona o problema da obtenção de água e nutrientes abaixo da superfície do solo, bem como de luz para as partes mais altas do dossel da floresta.

módulos dentro de outros módulos

Com freqüência, podemos reconhecer dois ou mais níveis de construção modular. O moranguinho é um bom exemplo disso: as folhas se desenvolvem repetidamente de uma gema, mas essas folhas são dispostas em rosetas. O indivíduo de moranguinho cresce (i) por adição de novas folhas a uma roseta e (ii) pela produção de novas rosetas em estolões que crescem das axilas das folhas. As árvores também exibem níveis de modularidade: a folha com sua gema axilar, a parte aérea na qual as folhas são dispostas e o sistema integral de ramos que repete um padrão característico de partes aéreas.

Muitos animais, a despeito das variações no método de crescimento e reprodução, são tão "modulares" quanto qualquer planta. Além disso, em corais, por exemplo, assim como em muitas plantas, o indivíduo pode existir como um sistema integrado fisiologicamente ou pode estar separado em várias colônias – todas partes de um único indivíduo, mas fisiologicamente independentes (Hughes *et al.*, 1992).

4.2.3 Qual é o tamanho de uma população modular?

Em organismos modulares, o número de zigotos sobreviventes pode dar uma impressão parcial e enganadora do "tamanho" de uma população. Kays e Harper (1974) criaram a palavra "geneta" para descrever um "indivíduo genético": o produto de um zigoto. Nos organismos modulares, então, a distribuição e a abundância dos genetas (indivíduos) são importantes, porém, em muitas situações, é mais útil estudar a distribuição e a abundância dos módulos (rametas, partes aéreas, zoóides, pólipos, etc.): a quantidade de gramíneas em um campo disponível para o gado não é determinada pelo número de genetas, mas sim pelo número de folhas (módulos).

4.2.4 Senescência – ou a falta de – em organismos modulares

Muitas vezes, não existe também uma senescência programada para um indivíduo modular como um todo – eles parecem ter uma juventude somática perpétua. Mesmo em árvores, que acumulam seus tecidos caulinares mortos em corais gorgonianos que acumulam velhos ramos calcificados, a morte com freqüência ocorre porque os indivíduos se tornam muito grandes ou sucumbem a doenças, e não por uma senescência programada. Isso é ilustrado por três tipos de corais existentes na Great Barrier Reef, Figura 4.2. A mortalidade anual declinou acentuadamente com o aumento da colônia (e, portanto, com a idade) até, entre as colônias maiores e mais antigas, se tornar virtualmente zero, com nenhuma evidência de qualquer aumento em idades avançadas (Hughes & Connell, 1987).

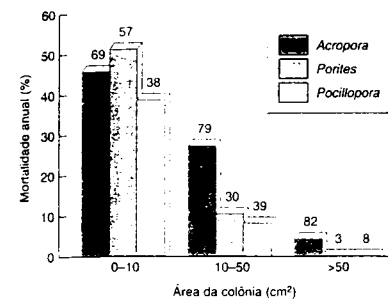



FIGURA 4.2 A taxa de mortalidade declina constantemente com o tamanho da colônia (e, portanto, com a idade) em três táxons de corais da crista do recife na Heron Island, Great Barrier Reef (os tamanhos das amostras são dados acima de cada barra) (segundo Hughes e Connell, 1987; Hughes *et al.*, 1992).

No nível modular, encontramos grandes diferenças. A morte anual de folhas em uma árvore decídua é o exemplo mais drástico de senescência – embora raízes, gemas, flores e os módulos de animais modulares passem também por fases juvenis, de meia idade, senescência e morte. O crescimento de um geneta individual é o resultado combinado desses processos. A Figura 4.3 mostra que a estrutura etária de partes aéreas da ciperácea *Carex arenaria* muda de maneira radical pela aplicação de fertilizante à base de NPK (nitrogênio, fósforo, potássio), mesmo quando o número total de partes aéreas presentes é pouco afetado pelo tratamento. As parcelas fertilizadas tornaram-se dominadas por partes aéreas jovens, à medida que as mais velhas, comuns em parcelas-controle, foram forçadas a morrer precocemente.

4.2.5 Integração

Para muitas espécies rizomatosas e estoloníferas, essa estrutura etária em mudança está, por sua vez, associada a um nível em mudança, ao qual as conexões entre os rametas individuais permanecem intactas. Um rameta jovem pode se beneficiar de nutrientes que fluem de um rameta mais velho ao qual está ligado e do qual cresceu. Todavia, os prós e contras dessa ligação terão sofrido mudanças evidentes quando o rameta jovem estiver totalmente estabelecido por conta própria e o rameta parental se encontrar em uma fase pós-reprodutiva de senescência (um fato semelhante aos organismos unitários que apresentam cuidados parentais) (Caraco e Kelly, 1991).

As mudanças dos custos e benefícios da integração foram estudadas experimentalmente na gramínea forrageira *Holcus lanatus*, comparando o crescimento de (i) rametas que foram deixados com uma conexão fisiológica à sua planta-mãe, no mesmo vaso, fazendo com que ambos pudessem competir (inalterado e sem dano: UU); (ii) rametas cujas conexões foram rompidas da planta-mãe, mas ambos deixados no mesmo vaso (inalterado e com dano: SU); e (iii) rametas que tiveram suas conexões também rompidas, mas foram replantados após a planta-mãe ter sido removida, sem possibilidade de competição entre ambos (SM) (Figura 4.4). Esses tratamentos foram aplicados aos rametas-filhos de várias idades, que foram examinados após oito semanas. Para os rametas mais jovens (Figura 4.4a), a ligação à planta-mãe intensificou significativamente o crescimento (UU > SU), porém, não houve uma aparente alteração na competição com a planta-mãe (SU ≈ SM). Para rametas um pouco mais velhos (Figura 4.4b), o crescimento pode ter sido inibido pela planta-mãe (SU < SM), porém a conexão fisiológica impediu isso de modo efetivo (UU > SU; UU ≈ SM). Para rametas bem mais velhos, o balanço se modificou ainda mais: a conexão fisiológica à planta-

FIGURA 4.3 A estrutura etária de partes aéreas em clones da ciperácea *Carex arenaria* crescendo em dunas, na localidade de North Wales, Reino Unido. Os clones são compostos de partes aéreas de idades diferentes. O efeito da aplicação de fertilizante muda a estrutura etária. Os clones tornam-se dominados por partes aéreas jovens e as mais velhas morrem (segundo Noble *et al.*, 1979).

mãe não foi suficiente para superar o resultado dos efeitos adversos da presença de competidores (Figura 4.4c; SM > UU > SU) ou posteriormente pareceu representar uma fonte de recursos para o rameta (Figura 4.4d; SM > SU > UU).

4.3 Contando indivíduos

Se quisermos estudar o nascimento, a morte e o crescimento modular, então devemos quantificá-los. Isso significa contar os indivíduos e (quando necessário) os módulos. De fato, muitos estudos enfocam não a natalidade e a mortalidade propriamente ditas, mas sim as conseqüências destes parâmetros populacionais, isto é, o número de indivíduos presentes em uma área de estudo e como este número varia no tempo. Estes estudos, entretanto, com freqüência podem ser úteis. Mesmo com organismos unitários, os ecólogos têm enormes problemas técnicos quando tentam quantificar as populações na natureza. Muitas questões ecológicas permanecem sem resposta por causa desses problemas.

o que é uma população?

É comum usar o termo *população* para descrever um grupo de indivíduos de uma mesma espécie sob investigação. O que realmente constitui uma população, no entanto, pode variar de espécie para espécie e de estudo para estudo. Em alguns casos, os limites de uma população são facilmente identificáveis: uma determinada espécie de peixe que está ocupando um pequeno lago, por exemplo. Em outros casos, os limites são muitas vezes determinados pelos objetivos do pesquisador ou até mesmo por conveniência: é possível estudar uma população de afídeos habitando uma folha, uma árvore, um grupo de árvores ou a floresta toda, por exemplo. Ainda em outros casos – e são muito freqüentes – os indivíduos estão distribuídos continuamente sobre uma área muito ampla, e o pesquisador, nesse caso, deve definir arbitrariamente os limites de uma população. Nestes casos, em especial, é apropriado considerar a *densidade* de uma população. Esse parâmetro é geralmente definido como "número de indivíduos por unidade de área", porém, em certas circunstâncias, "número por folha", "número por hospedeiro", ou algumas outras medidas podem ser também utilizadas.

determinando o tamanho populacional

Para determinar o tamanho de uma população, deve-se imaginar que isso é possível simplesmente contando o número de indivíduos, em especialmente para espécies pouco numerosas, isoladas e de grande tamanho corporal, como um grande mamífero herbívoro em uma ilha. Para muitas espécies, contudo, essa contagem é impossível ou impraticável: a detecção – nossa capacidade para observar cada indivíduo presente – é quase sempre menos do que 100%. Por esse motivo, os ecólogos devem, na maioria das vezes, *estimar* o número de indivíduos em uma população, em vez de contá-los. Eles podem estimar o número de pulgões em uma plantação, por exemplo, contando o número destes sobre uma amostra representativa de folhas, estimar a seguir o número de folhas por metro quadrado de solo e, assim, estimar o número de pulgões por metro quadrado. Para plantas e animais que vivem sobre a superfície do solo (ou de um outro substrato qualquer), a unidade de amostragem é geralmente uma pequena área conhecida como parcela (ou *quadrat*, nome dado às formas quadrada ou retangular, para demarcar os limites da área sobre o solo). Para organismos que vivem no solo, a unidade de amostragem geralmente é em volume de solo; para organismos aquáticos, volume de água; para muitos insetos herbívoros, a unidade de amostragem é uma planta ou folha e assim por diante. Para mais detalhes quanto aos métodos de amostragem e de contagem de organismos, sugere-se procurar textos específicos sobre esse tema, por exemplo, Brower e colaboradores (1998), Krebs (1999) e Southwood e Henderson (2000).

Para animais, especialmente, há dois métodos adicionais de estimativa do tamanho populacional. O primeiro é conhecido como captura-marcação-recaptura. Em sua maneira mais simples, esse método envolve a captura de uma amostra aleatória de indivíduos de uma população, marcação de tais indivíduos (para que possam ser reconhecidos subseqüentemente), soltura – para que possam retornar à população local (se misturando a ela) – e posterior captura de uma amostra aleatória de indivíduos. O tamanho populacional poderá ser estimado a partir da proporção, nessa segunda amostra, dos indivíduos marcados pelo total de indivíduos capturados. Dito de uma forma aproximada, a proporção de indivíduos marcados na segunda amostra deverá ser alta, se a população é relativamente pequena e baixa, quando estivermos lidando com uma população relativamente mais numerosa. Um conjunto de dados (com recapturas freqüentes) torna-se muito mais complexo, fazendo-se necessário o uso de métodos de análise mais consistente (ver Schwarz e Seber, 1999, para uma revisão).

O segundo método é usar um índice de abundância. Este pode fornecer informação sobre o tamanho relativo de uma população, mas em si mesmo proporciona uma pequena indicação do tamanho absoluto. Como exemplo, a Figura 4.5 mostra o efeito na abundância da rã-leopardo (*Rana pipiens*), em açudes próximos a Ottawa, Canadá, sobre o número de açudes ocupados e a quantidade de hábitats de verão (terrestres) em torno desses açudes. Nesse estudo, a abundância de rãs foi estimada por meio de um método de escuta, em que os animais foram indicados como "ausentes", "poucos", "medianamente abundantes" ou "muito abundantes", de acordo com a intensidade do seu coaxar. A despeito das suas deficiências, os índices de abundância podem fornecer informações valiosas.

FIGURA 4.4 O crescimento de rametas da gramínea *Holcus lanatus*, os quais possuíam inicialmente (a) 1 semana, (b) 2 semanas, (c) 4 semanas e (d) 8 semanas, e acompanhados o crescimento posterior por um período de 8 semanas. LSD = diferença mínima significativa, que precisa ser excedida por dois valores médios para ser diferente significativamente uma da outra. Para outras informações, veja o texto (segundo Bullock et al., 1994a).

FIGURA 4.5 A abundância (método de escuta) de anfíbios, representados por *Rana pipiens*, em açudes aumenta significativamente tanto com o número de açudes próximos que já estão ocupados quanto com o número de hábitats marginais em torno dos açudes nos meses de verão (1 km de raio). O método de escuta consiste na soma de um índice medido em quatro momentos. 0 = nenhum indivíduo coaxando; 1 = indivíduos podem ser ouvidos, mas sem sobreposição de sons; 2 = sons de < 15 indivíduos que podem ser distinguidos com alguma sobreposição; 3 = cantos de ≥ 15 indivíduos (segundo Pope *et al.*, 2000).

contando nascimentos

Quantificar os nascimentos pode ser uma tarefa mais difícil do que contar indivíduos. A formação de um zigoto é muitas vezes considerada como sendo o ponto inicial de vida de um indivíduo. Porém, esse é um estágio muitas vezes não conhecido e extremamente difícil de estudar. Para muitas espécies de animais e plantas, simplesmente não temos idéia de quantos embriões morrem antes de "nascer", levando em consideração casos como o do coelho, em que se estima que pelo menos 50% dos embriões morrem ainda no útero, e de muitas plantas superiores, nas quais é provável que cerca de 50% dos embriões sejam abortados antes mesmo que a semente esteja totalmente crescida e madura. Com isso, é quase sempre impossível, na prática, considerar a formação de um zigoto como o "momento" do nascimento de um indivíduo. Em aves, podemos considerar o momento do nascimento de um indivíduo quando este eclode do ovo; em mamíferos, quando um indivíduo é "expulso" (ou "retirado") do útero e da placenta e começa a viver externamente como lactente; e, em plantas, podemos usar a germinação de uma semente como o momento do nascimento, a despeito de ela ter passado um período de tempo qualquer de dormência. Podemos, então, pensar que metade ou mais de uma população freqüentemente terá morrido antes de poder ser registrada como viva!

contando mortes

Contar o número de mortos também apresenta tantas dificuldades quanto quantificar os nascimentos. Corpos mortos não permanecem por muito tempo na natureza. Somente esqueletos de grandes mamíferos persistem por longos períodos após a morte. Plântulas podem ser contadas e mapeadas em um dia e, no próximo, não haver mais indícios delas. Pequenos roedores e animais de corpos moles, como lagartas e vermes, são digeridos pelos predadores ou rapidamente removidos por consumidores de carniça ou decompositores. Estes tipos de organismos não deixam carcaças para serem contadas e nenhuma evidência da causa de sua morte. Em um longo período de acompanhamento, os métodos de marcação e recaptura podem estimar a mortalidade a partir da perda de indivíduos marcados em uma população (estes são, muitas vezes, utilizados tanto para medir a sobrevivência quanto a abundância). Porém, mesmo nestes casos, com freqüência é impossível distinguir perda de indivíduos por mortalidade ou por emigração.

4.4 Ciclos de Vida

Para entender as forças que governam a abundância dos indivíduos em uma população, precisamos conhecer as fases da vida desses organismos em que essas forças atuam de forma mais significativa. Para isso, precisamos compreender as seqüências de eventos que ocorrem e governam os ciclos de vida desses organismos. De uma forma simplificada, um ciclo de vida (Figura 4.6a) compreende nascimento, seguido por um período pré-reprodutivo, um período de reprodução e, talvez, um período pós-reprodutivo, finalizando na morte, como re-

FIGURA 4.6 (a) Um padrão da história de vida para um organismo unitário. O eixo x está dividido entre as diferentes fases de vida do indivíduo. O eixo y reflete o esforço reprodutivo deste. As figuras abaixo (b a f) representam variações desse esquema básico. (b) Uma espécie semélpara anual. (c) Uma espécie iterópora anual. (d) Uma espécie iterópora de vida longa com reprodução sazonal (pode viver muito mais do que sugerido na figura). (e) Uma espécie de vida longa com reprodução contínua (podendo novamente apresentar longevidade maior do que o representado). (f) Uma espécie semélpara que vive mais de um ano. A fase pré-reprodutiva pode ser um pouco maior do que um ano (uma espécie bienal se reproduzindo no segundo ano) ou até mais do que esse período (como indicado).

sultado da senescência (ressaltando-se que outros fatores de mortalidade podem atuar em qualquer momento da vida). A variedade de ciclos de vida está resumida em diagramas na Figura 4.6, embora existam muitos tipos que não seguem essa simples classificação. Alguns organismos apresentam muitas gerações dentro de um ano, outros possuem somente uma geração por ano (anuais) e outros possuem um ciclo de vida que se estende por vários anos. Para todos esses tipos de organismos, no entanto, existe um período de crescimento anterior à reprodução; o crescimento em geral diminui (em alguns casos, ele cessa completamente) quando começa a reprodução.

Seja qual for o comprimento do seu ciclo de vida, as espécies podem ser semélparas ou iteróparas (em ecologia vegetal, muitas vezes, elas são referidas como monocárpicas e policárpicas). Nas espécies semélparas, os indivíduos apresentam um único e distinto evento reprodutivo, muitas vezes após a fase de crescimento, investindo, assim, pouco ou quase nada na sobrevivência para eventos reprodutivos futuros. Após a fase reprodutiva, geralmente os indivíduos morrem. Nas espécies iteróparas, um indivíduo normalmente apresenta vários momentos reprodutivos, alguns sazonais, outros não (reprodução contínua). Durante cada período reprodutivo, o indivíduo continua alocando energia para sobrevivência e possivelmente até para o crescimento, tendo uma certa chance de sobreviver para se reproduzir novamente.

Por exemplo, muitas plantas anuais são semélparas (Figura 4.6b): elas possuem uma súbita explosão de florescimento e produção de sementes, para depois morrerem. Isso é comum entre as ervas-daninhas em lavouras. Outras, como a tasneira (*Senecio vulgaris*), são iteróporas (Figura 4.6c): elas continuam a crescer e produzir novas flores e sementes através das estações, até morrerem, ainda com produção de botões, nas primeiras geadas de inverno.

Existe também um ritmo sazonal marcado nos ciclos de vida de muitos animais e plantas iteróparos, em especial ligado à atividade reprodutiva: um período reprodutivo uma vez por ano (Figura 4.6d). O acasalamento (ou a floração, em plantas) está relacionado ao fotoperíodo (ver Seção 2.3.7), influenciando no nascimento dos filhotes, na eclosão de ovos ou no amadurecimento de sementes quando os recursos sazonais provavelmente são abundantes. Aqui, portanto, diferentemente das espécies anuais, as gerações se sobrepõem, e indivíduos de várias idades convivem uns com os outros. A população estará mantida em parte pela sobrevivência dos adultos e em parte pelos nascimentos.

Por outro lado, em regiões equatoriais úmidas, onde ocorre pouca variação sazonal na temperatura e na chuva, além do próprio fotoperíodo, encontramos espécies de plantas que florescem e frutificam ao longo de todo o ano – com animais utilizando este recurso e também conseguindo energia para se reproduzir (Figura 4.6e). Há várias espécies de figueiras (*Ficus*), por exemplo, que frutificam continuamente e fornecem alimento para muitas aves e primatas. Os humanos são uma exceção à regra, ao apresentarem reprodução contínua, mesmo em climas mais sazonais, sendo responsáveis pelas abundâncias de outras espécies, como as baratas, pois criam ambientes estáveis para elas.

Dentre as plantas semélparas de ciclo de vida longo (maior do que um ano) (Figura 4.6f), algumas são estritamente bianuais – cada indivíduo precisa de dois verões e um inverno para se desenvolver, mas tem apenas uma fase reprodutiva, no segundo período de verão. Um exemplo é o trevo branco doce, *Meliotus alba*. No Estado de New York, essa espécie apresenta uma mortalidade relativamente alta durante a primeira estação de crescimento (na fase de plântula), seguida por uma mortalidade muito mais baixa até o final do segundo período de verão, quando floresce e diminui a sobrevivência novamente. Nenhuma planta sobrevive até o terceiro período de verão. Com isso, há uma sobreposição de, no máximo, duas gerações (Klemow e Raynal, 1981). O exemplo mais típico de uma espécie semélpara com sobreposição de gerações é *Grindelia lanceolata* (Asteraceae), que pode florescer em seu terceiro, quarto ou quinto ano de vida. Logo após a floração, a espécie morre.

Um exemplo bem conhecido de um animal semélparo com gerações sobrepostas (Figura 4.6f) é o salmão do Oceano Pacífico, *Oncorhynchus nerka*. Os salmões desovam nos rios. Eles passam a primeira fase de sua vida juvenil em água doce, para então migrarem para o mar, muitas vezes percorrendo milhares de quilômetros. Quando adultos, retornam aos mesmos rios em que nasceram. Alguns retornam para se reproduzir após dois anos, enquanto outros retornam somente 3, 4 ou 5 anos depois. No período reprodutivo, a população de salmões é composta por gerações sobrepostas de indivíduos. Porém, todos são semélparos: desovam e morrem (ou seja, a reprodução é a fase de vida terminal do indivíduo).

Há exemplos muito mais drásticos de espécies que possuem um longo período de vida, mas se reproduzem uma vez só. A maioria das espécies de bambus forma densos clones de caules aéreos que permanecem vegetativos por muitos anos: mais de 100 em algumas espécies. Todos os caules, dos mesmos e de diferentes clones, florescem então simultaneamente. Mesmo quando esses caules se tornam fisicamente separados entre si, as partes ainda florescem sincronizadamente.

Nas seções seguintes deste texto, apresentaremos os padrões de nascimento e mortalidade de alguns desses ciclos de vida em mais detalhes e como eles podem ser quantificados. Na tentativa de monitorar e examinar os padrões de mortalidade com a idade ou estágio, muitas vezes é usada uma *tabela de vida*. Esta permite a construção de uma *curva de sobrevivência*, que mostra, ao longo do tempo (ou idade), o declínio numérico de um grupo de indivíduos ou módulos que nasceram (ou emergiram, seja qual processo reprodutivo esteja sendo utilizado), visto também como um modelo de probabilidade de sobrevivência entre as várias idades de indivíduos que nascem nesta população. Os padrões de natalidade entre os indivíduos de diferentes idades muitas vezes são monitorados ao mesmo tempo em que as tabelas de vida são construídas. Esses padrões são desenvolvidos por meio dos chamados *padrões de fecundidade*.

4.5 Espécies anuais

Os ciclos de vida anuais completam seu desenvolvimento em torno de 12 meses ou menos (Figura 4.6 b, c). Comumente, cada indivíduo de uma população se reproduz durante uma determinada estação do ano, não estando vivo nessa mesma estação no ano seguinte. Por isso, as gerações são chamadas discretas, em que cada uma é distinguível da outra; a única chance de sobreposição de gerações é entre adultos reprodutivos com a sua prole, durante um curto intervalo de tempo. As espécies com gerações discretas não precisam ser obrigatoriamente anuais, uma vez que podem apresentar período de vida de menos de um ano. Na prática, contudo, muitas são: o ciclo anual regular de regiões climáticas sazonais causa uma forte pressão seletiva em favor da sincronia.

4.5.1 Espécies anuais comuns: tabela de vida de coorte

Uma tabela de vida e um padrão de fecundidade estão exibidos na Tabela 4.1 para a espécie vegetal anual *Phlox drummondii* em Nixon, Texas (Leverich e Levin, 1979). Uma tabela de vida é denominada de coorte, porque uma única coorte de indivíduos (isto é, um grupo de indivíduos que nascem dentro de um mesmo intervalo de tempo) foi acompanhada do nascimento até a morte do último sobrevivente. Em espécies anuais, como *P. drummondii*, não há outra maneira de construir uma tabela de vida. O ciclo de vida de *P. drummondii* foi dividido em um número de classes de idade. Em outros casos, é mais apropriado dividir em estágios de vida (como em insetos, com ovos, larvas, pupas, etc.) ou em classes de tamanho. Os números populacionais, em *P. drummondii*, foram registrados em várias ocasiões antes da germinação e, após, em intervalos regulares até todos os indivíduos terem florescido e morrido. A vantagem do uso de classes de idade é a possibilidade de registrar em detalhes os padrões de natalidade e mortalidade *nos* estágios (p. ex., estágio de plântula). A desvantagem é que o estágio de um indivíduo não necessariamente reflete a melhor ou a mais satisfatória medida biológica. Em muitas plantas de ciclo de vida mais longo, por exemplo, entre indivíduos da mesma idade, alguns podem estar reprodutivamente ativos enquanto outros crescem vegetativamente e não se reproduzem ou não se encontram em nenhuma das situações. Em tais casos, uma classificação baseada em estágios de desenvolvimento (em oposição à idade) é mais apropriada. No estudo de *P. drummondii*, a decisão de se usar classes de idade foi baseada no número pequeno de estágios, na variação demográfica dentro de cada um e na sincronia de desenvolvimento da população como um todo.

A primeira coluna da Tabela 4.1 indica as várias classes, (nesse caso, de idade). A segunda coluna, a_x, lista a principal parte dos dados: o número total de indivíduos vivos no início de cada classe (a_0 indivíduos na classe inicial, a_{63} na classe seguinte – no início do dia 63 - e assim por diante). O problema com a coluna a_x é que ela indica uma informação específica para uma população naquele ano, dificultando a comparação com outras populações e outros anos. Os valores necessitam, com isso, serem padronizados, na coluna que vem a seguir, l_x. O valor inicial é 1, e todos os demais são produzidos em relação a ele (p. ex., l_{124}= (1 × 295)/996 = 0,296). Assim, enquanto o valor de 996 é peculiar ao conjunto de dados, estudos desse tipo terão um valor de l_0 de 1, comparando-os entre si. Os valores de l_x são melhores entendidos como a proporção da coorte original que sobrevive ao início da idade x.

Para estimar a mortalidade com mais clareza, a proporção da coorte original que morre durante cada estágio ou idade (d_x) é calculada na próxima coluna, sendo simplesmente a diferença entre sucessivos valores de l_x; por exemplo, d_{124}= 0,296–0,191= 0,105. A taxa de mortalidade específica por idade, q_x, pode, então, ser calculada. O parâmetro d_x é considerado como uma fração de l_x. Além disso, a magnitude das classes de idade torna esse parâmetro sensível para converter os valores de q_x em taxas "diárias" de mortalidade. Assim, por exemplo, a fração de indivíduos que morrem entre os dias 124 e 184 é 0,105/0,296 = 0,355, o que significa, em uma fração diária da taxa, q_{124}, de 0,007. O parâmetro q_x também pode ser considerado como uma "chance" ou probabilidade de um indivíduo morrer durante aquele intervalo. Isso é equivalente a $(1-p_x)$, em que p refere-se à probabilidade de sobrevivência.

A vantagem dos valores de d_x é que eles podem ser somados: com isso, a proporção da coorte que morreu nos primeiros 292 dias (essencialmente o período pré-reprodutivo) foi de $d_0 + d_{63} + d_{124} + ... + d_{278}$ (= 0,840). A desvantagem é que os valores individuais não dão uma idéia real da intensidade ou importância da mortalidade durante um estágio (ou idade) particular. Isso porque os valores de d_x estão relacionados ao número de indivíduos; quanto mais indivíduos, maiores serão os valores de d_x. O valor de q_x, por outro lado, é uma excelente medida da intensidade da mortalidade. No exemplo dado da tabela, está claro que a informação da coluna q_x ressalta que a taxa de mortalidade aumenta muito no segundo período, informação que não fica clara na coluna d_x. Mas os valores de q_x também apresentam uma desvantagem, pois, por exemplo, ao somar os primeiros 292 dias, o resultado não dá uma idéia da taxa de mortalidade durante o período.

Essas vantagens estão combinadas, contudo, na próxima coluna da tabela de vida, que fornece os valores k_x (Haldane, 1949; Varley e Gradwell, 1970).O parâmetro k_x é definido como a diferença entre os sucessivos valores de $\log_{10} a_x$ ou sucessivos valores de $\log_{10} l_x$ (considera-se como o mesmo), e este se refere como uma "força de mortalidade". Como os valores de q_x, os valores de k_x refletem a intensidade de mortalidade (assim como demonstrados na Tabela 4.1); porém, ao contrário dos valores de q_x, os valores de k_x podem ser somados. Assim, a força de mortalidade ou valor k para o final dos 28 dias é (0,011 × 14) + (0,049 × 14) = 0,84, que é também a diferença entre – 0,83 e –1,66 (com aproximações numéricas). Observe também que tal como os valores de l_x, os valores de k_x estão padronizados e, portanto, são apropriados para comparar com outros estudos. Neste capítulo e em outros mais adiante, os valores de k_x serão usados repetidamente.

TABELA 4.1 Tabela de vida de coorte para *Phlox drummondii*. O significado das colunas está explicado no texto (segundo Leverich e Levin, 1979).

Intervalo de idade (dias) x-x'	Número de sobrevientes no dia x a_x	Proporção da coorte original sobrevivente no dia x l_x	Proporção da coorte original morta durante o intervalo d_x	Taxa de mortalidade por dia q_x	$\text{Log}_{10} l_x$	Força diária de morte k_x	F_x	m_x	$l_x m_x$
0–63	996	1	0,329	0.006	0	0.003	–	–	–
63–124	668	0,671	0,375	0,013	–0.17	0,006	–	–	–
124–184	295	0,296	0.105	0.007	-0.53	0,003	–	–	–
184–215	190	0,191	0,014	0,003	–0.72	0,001	–	–	–
215–264	176	0,177	0,004	0,002	–0.75	0,001	–	–	–
264–278	172	0,173	0,005	0,002	–0,76	0,001	–	–	–
278–292	167	0,168	0,008	0,004	-0,78	0,002	–	–	–
292–306	159	0,160	0,005	0,002	–0.80	0,001	53,0	0,33	0,05
306–320	154	0,155	0,007	0,003	–0,81	0,001	485,0	3,13	0,49
320–334	147	0,148	0,043	0,025	–0,83	0,011	802,7	5,42	0,80
334–348	105	0,105	0,083	0.106	–0,98	0,049	972,7	9,26	0,97
348–362	22	0,022	0,022	1	–1,66	–	94,8	4,31	0,10
362–	0	0	–	–	–	–	–	–	–
							2.408,2		2,41

$$R_0 = \Sigma l_x m_x = \frac{\Sigma F_x}{a_0} = 2{,}41.$$

4.5.2 Padrões de fertilidade e taxa reprodutiva líquida

O arranjo da fertilidade apresentada na Tabela 4.1 (as três colunas finais) inicia com uma coluna de dados brutos de campo, F_x: o número total de sementes produzidas durante cada período. A segunda coluna é m_x: a fertilidade individual ou taxa de nascimento, ou seja, o número médio de sementes produzidas por cada indivíduo sobrevivente. Embora a época reprodutiva para a população de *Phlox* dure em torno de 56 dias, cada planta se reproduz somente uma vez. Essa fase reprodutiva única produz um desenvolvimento sincrônico (ou quase) de sementes. Uma estação reprodutiva mais extensa ocorre porque diferentes indivíduos iniciam sua reprodução em tempos distintos.

Provavelmente o termo mais importante que pode ser extraído de uma tabela de vida e de fertilidade é a taxa reprodutiva líquida, indicada por R_0. Esse parâmetro representa o número médio de prole (o primeiro estágio do ciclo de vida – sementes, neste caso) produzida pela coorte. Isso indica, em espécies anuais, a extensão total pelo qual a população aumenta ou decresce no tempo. (Como veremos a seguir, a situação torna-se mais complicada quando as gerações se sobrepõem ou quando ocorre reprodução contínua.)

Há duas maneiras pelas quais podemos calcular R_0. A primeira é por meio da fórmula:

$$R_0 = \Sigma F_x / a_0 \qquad (4.2)$$

ou seja, o número total de sementes produzidas durante uma geração dividido pelo número original de sementes (ΣF_x indica a soma dos valores da coluna F_x). A maneira mais usual de calcular R_0, contudo, é pela fórmula:

$$R_0 = \Sigma l_x m_x \qquad (4.3)$$

ou seja, a soma do número de sementes produzidas por indivíduo durante cada estágio (a coluna final da tabela de fertilidade). Como demonstrado na Tabela 4.1, o valor de R_0 será o mesmo, qualquer que seja a fórmula utilizada.

A fecundidade específica por idade, m_x (a fecundidade pela sobrevivência individual), demonstra a existência de um período reprodutivo, uma gradual ascensão de produção de novos indivíduos, um pico e, após, um rápido declínio. A produção reprodutiva total da população, F_x, assemelha-se a esse padrão, porém também leva em conta o fato de que, enquanto a fecundidade específica por idade se alterava, o tamanho da população declinava gradualmente. Essa combinação entre fecundidade e sobrevivência é uma propriedade importante de F_x, compartilhada pela taxa reprodutiva líquida (R_0). Isso acarreta o fato de que a reprodução potencial depende tanto da reprodução atual (m_x) quanto da sobrevivência (l_x).

No caso da população de *P. drummondii*, R_0 foi 2,41. Isso significa que houve um incremento de 2,41 vezes no tamanho da população durante uma geração. Se tal valor for man-

tido a cada geração, a população de *P. drummondii* poderia crescer indefinidamente até cobrir o globo. Está claro que um quadro mais realista da sobrevivência e mortalidade de *P. drummondii*, ou de qualquer outra espécie, pode ser gerado somente por meio do acompanhamento dessas variáveis por muitos anos.

4.5.3 Curvas de sobrevivência

O padrão de mortalidade na população de *P. drummondii* é ilustrado na Figura 4.7a, utilizando-se ambos os valores, q_x e k_x. A taxa de mortalidade foi alta no início do estágio de semente, mas tornou-se baixa no final. Com isso, entre os adultos, houve um período em que a taxa de mortalidade flutuou em torno de um nível moderado, seguido finalmente por um pronunciado aumento a níveis muito altos durante as últimas semanas da geração. O mesmo padrão é mostrado de uma forma diferente na Figura 4.7b. Esta é denominada curva de sobrevivência, e segue o declínio de $\log_{10} l_x$ com a idade. Quando a taxa de mortalidade é aproximadamente constante, a curva de sobrevivência se torna mais ou menos retilínea; quando a taxa aumenta, a curva se torna convexa; e quando a taxa decresce, a curva torna-se côncava. No caso representado, a curva apresenta-se côncava até o final do estágio de semente e convexa até o final da geração. As curvas de sobrevivência são as formas mais usuais de representar os padrões de mortalidade.

O eixo *y*, na Figura 4.7b, é logarítmico. A importância de se logaritmizar os valores de *y* pode ser considerada imaginando-se dois estudos de uma mesma população. No primeiro, toda a população é contada: há um declínio de 1.000 para 500 indivíduos. No segundo, amostras são tomadas, e sobre o mesmo intervalo de tempo, o índice de densidade declina de 100 para 50. Os dois casos são biologicamente idênticos, ou seja, a probabilidade ou taxa de morte por indivíduo sobre esse intervalo de tempo (taxa *per capita*) é a mesma. O grau de inclinação das duas curvas de sobrevivência refletiria isso: ambas seriam – 0,301. Porém, em uma escala linear, as inclinações iriam diferir. As curvas de sobrevivência em uma escala logarítmica têm, portanto, a vantagem de padronizar os estudos, tal como as taxas de q_x, k_x e m_x. A plotagem dos números em uma escala logarítmica indicará também quando as taxas de aumento *per capita* são idênticas. Os "números na escala log" devem ser preferencialmente usados, em detrimento dos "números", quando as diferenças numéricas são demonstradas em gráficos.

4.5.4 Uma classificação para as curvas de sobrevivência

As tabelas de vida fornecem um grande número de informações sobre os organismos. Porém, os ecólogos buscam generalizações: padrões de vida e de morte que podem ser repetidos nos ciclos de vida de diversas espécies. Um conjunto útil de curvas de sobrevivência foi desenvolvido por Pearl (1928), no qual generalizou que haveria três tipos básicos sobre os quais os riscos de mortalidade de acordo com a idade poderiam estar distribuídos entre os mais diferentes organismos (Figura 4.8). O Tipo I descreve a situação na qual a mortalidade está concentrada em idades mais avançadas, no tempo máximo de vida de um organismo. Esse tipo é, talvez, mais típico em humanos de países desenvolvidos e animais de estimação ou situados em zoológicos. O Tipo II descreve uma taxa de mortalidade constante do nascimento até as idades mais avançadas. Um exemplo dessa situação pode ser a sobrevivência de sementes enterradas no solo. O Tipo III descreve uma alta mortalidade inicial, seguida de uma elevada taxa de sobrevivência. Esse padrão é típico de espécies que produzem muita prole. Apesar de uma baixa sobrevivência inicial, aqueles indivíduos que ultrapassam essas idades críticas apresentam baixos, porém constantes, riscos de mortalidade. Esse padrão parece ser o mais comum entre plantas e animais na natureza.

FIGURA 4.7 Mortalidade e sobrevivência no ciclo de vida de *Phlox drummondii*. (a) Taxa de mortalidade diária específica por idade (q_x) e intensidade de mortalidade (k_x). (b) Curva de sobrevivência: variação de $\log_{10} l_x$ em relação à idade (segundo Leverich e Levin, 1979).

FIGURA 4.8 Uma classificação para as curvas de sobrevivência. O Tipo I (convexa) – exemplificado, talvez, por humanos em países desenvolvidos, animais criados em zoológicos ou folhas de uma planta – descreve a situação na qual a mortalidade está concentrada no final da longevidade máxima. O Tipo II (linear) indica que a probabilidade de morte permanece constante com a idade e pode ser bem aplicada a bancos de sementes enterradas no solo para muitas populações de plantas. O Tipo III (côncava) indica alta mortalidade inicial e subseqüente alta taxa de sobrevivência. Isto se aplica, por exemplo, a muitos peixes marinhos, que produzem milhões de ovos, dos quais poucos sobrevivem até a idade adulta (segundo Pearl, 1928; Deevey, 1947).

Esses tipos de curvas de sobrevivência são úteis generalizações, mas, na prática, os padrões de sobrevivência são bem mais complexos. Por exemplo, em uma população de *Erophila verna*, uma planta anual que habita dunas, a sobrevivência pode seguir uma curva do tipo I quando os indivíduos estão em densidades baixas, apresentar uma curva do tipo II (pelo menos em idades mais avançadas), em densidades medianas, e uma curva do tipo III nos estágios iniciais de vida quando encontrada em altas densidades (Figura 4.9).

4.5.5 Bancos de sementes, efêmeras e outras espécies quase-anuais

O uso de *P. drummondii* como um exemplo de uma espécie vegetal anual pode, até certo sentido, causar confusão, uma vez que o grupo de plântulas que se desenvolvem em um ano constitui-se em uma coorte verdadeira: elas derivam inteiramente das sementes produzidas pelos adultos do ano anterior. Sementes que não germinam em um ano não sobreviverão ao próximo. Em muitas plantas ditas "anuais", este não é o caso. Por exemplo, as sementes se acumulam no solo em um *banco de sementes*. Assim, a qualquer momento, as sementes de uma série de idades podem ocorrer juntas no banco de sementes e, dessa forma, quando germinarem, as plântulas produzidas também serão de várias idades (aqui entendida como o tempo de existência da semente desde que ela foi produzida). É rara a formação de algo comparável a um banco de sementes para os animais, mas há exemplos entre os ovos de nematódeos, mosquitos e camarões, as gêmulas de esponjas e os estatocistos de briozoários.

Observe que as espécies em geral referidas como "anuais", mas com um banco de sementes (ou o equivalente para os animais), não são plenamente anuais – mesmo que germinem e se reproduzam dentro de um ano – se algumas das sementes destinadas a germinar a cada ano tiverem mais do que 12 meses de vida. Isso mostra um exemplo de situações reais de or-

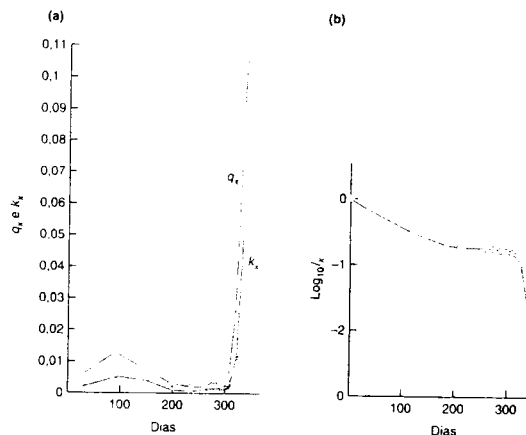
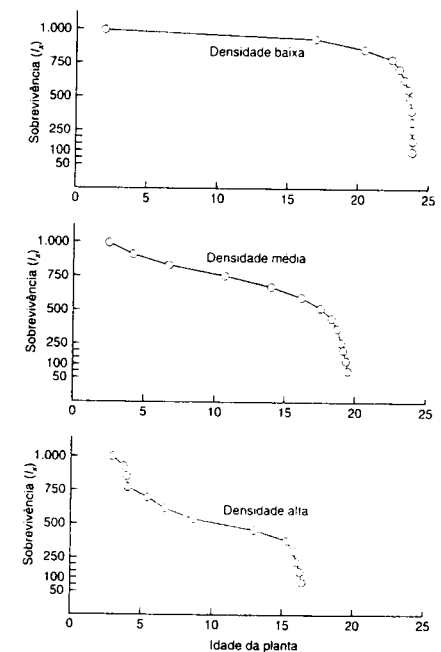



FIGURA 4.9 Curvas de sobrevivência (l_x, em que l_0 = 1.000), para uma planta anual de dunas, *Erophila verna*, monitorada em três níveis de densidade: elevada (inicialmente com 55 ou mais plântulas por 0,01 m²); mediana (15 e 30 plântulas por 0,01 m²); a baixa (1 a 2 plântulas por 0,01 m²). O eixo *x* (idade) está padronizado levando-se em conta o fato de que cada curva representa a média de sobrevivência de várias coortes, as quais apresentam também diferentes longevidades médias (em média, 70 dias de vida) (segundo Symonides, 1983).

ganismos que fogem de nossa tentativa de colocá-los em categorias claras e definidas.

a composição de espécies do banco de sementes

Como regra geral, sementes dormentes, que contribuem para o banco de sementes, são mais comuns em espécies de plantas anuais e de curto ciclo de vida, comparadas a espécies de vida mais longa. Assim, em bancos de sementes predominam espécies de ciclo de vida curto, mesmo em locais onde ocorrem plantas estabelecidas de vida mais longeva. É possível que a composição de espécies do banco de sementes e a vegetação existente acima do solo sejam diferentes (Figura 4.10).

Espécies anuais com bancos de sementes não são as únicas para as quais o termo anual, no sentido estrito, é inapropriado. Por exemplo, existem muitas espécies vegetais anuais vivendo em desertos que são muito mais sazonais no seu aparecimento. Elas possuem um banco de sementes substancial, com a germinação de ocorrência rara, após chuvas consideráveis. O desenvolvimento subseqüente em geral é rápido, de modo que o período da germinação até a produção de sementes é curto. Tais plantas são melhor definidas como semélparas *efêmeras*.

Um rótulo de espécie anual também está equivocado para espécies cuja maioria dos indivíduos de cada geração é anual mas uma pequena quantidade posterga a reprodução para o verão seguinte. Isso se aplica, por exemplo, ao isópode terrícola *Philoscia muscorum*, que vive no nordeste da Inglaterra (Sunderland *et al.*, 1976). Quase 90% das fêmeas se reproduzem somente no primeiro verão após o seu nascimento; as outras 10% se reproduzem apenas no segundo verão. Em algumas outras espécies, a diferença nos números entre as que se reproduzem no primeiro ou no segundo ano é tão insignificante que a denominação *anual-bienal* seria mais apropriada.

Em suma, está claro que ciclos de vida anuais são muito mais complexos e diversos.

FIGURA 4.10 Espécies restabelecidas a partir do banco de sementes, de plântulas e da vegetação madura, em um campo na costa oeste da Finlândia. Sete grupos de espécies (GR1 a GR7) são definidos com base na presença em somente um, em dois ou em todos os estágios. O GR3 (somente encontrado no banco de sementes e em plântulas) consiste em um agrupamento de espécies incompletamente identificadas; em GR5 há muitas espécies difíceis de identificar, como plântulas, que podem pertencer mais apropriadamente a GR1. Contudo, a marcada diferença na composição, em especial entre o banco de sementes e as plantas adultas, é bastante aparente (segundo Jutila, 2003).

4.6 Indivíduos com períodos reprodutivos repetidos

Muitas espécies se reproduzem várias vezes (assumindo-se que sobrevivam para isso), apresentando, contudo, um período sazonal específico. Como conseqüência, elas apresentam gerações sobrepostas (ver Figura 4.6d). Entre os exemplos mais comuns, estão as aves de regiões temperadas que vivem mais de um ano, alguns corais, a maioria das árvores e outras plantas perenes iteróparas. Nessas espécies, há uma série de indivíduos de idades distintas que estão se reproduzindo ao mesmo tempo. Entretanto, nessa categoria, algumas espécies de gramíneas, por exemplo, e muitas espécies de aves apresentam ciclos de vida relativamente curtos.

4.6.1 Tabelas de vida de coorte

É mais difícil construir uma tabela de vida para espécies que se reproduzem repetidamente do que para as anuais. Uma coorte deve ser reconhecida na população e acompanhada (muitas vezes por vários anos), mesmo que os organismos estejam misturados e coexistindo com as demais coortes, mais velhas ou mais jovens. Contudo, isso foi possível de ser realizado como parte de um extensivo estudo sobre o cervo-vermelho (*Cervus elaphus*), na pequena ilha de Rhum, Escócia (Lowe, 1969). Essa espécie vive um pouco mais de 16 anos, e as fêmeas são capazes de se reproduzir a cada ano a partir do seu quarto verão. Em 1957, Lowe e seus colaboradores realizaram uma contagem cuidadosa de indivíduos de cervos na ilha, incluindo o número total de bezerros (menos de um ano de vida). Esta foi a coorte de bezerras que Lowe considerou em 1957. Assim, de 1957 até 1966, cada indivíduo que morria anualmente por causas naturais ou não (caça) era registrado, por meio das condições rigorosamente controladas do Serviço de Conservação da Natureza. A idade deles foi determinada pelo exame da dentição (desgaste e substituição dos dentes). Dessa forma, foi possível identificar os cervos que pertenciam à coorte de 1957; em 1966, 92% deles já tinham sido mortos, e suas idades, determinadas. A tabela de vida para essa coorte de fêmeas (ou os 92% da amostra delas) está apresentada na Tabela 4.2, e a curva de sobrevivência correspondente, na Figura 4.11. Parece ter havido um aumento consistente e regular no risco de mortalidade com a idade (a curva é convexa).

TABELA 4.2 Tabela de vida de coorte para as fêmeas do cervo-vermelho na ilha de Rhum que nasceram em 1957 (segundo Lowe, 1969).

Idade (anos) x	*Proporção da coorte original no início da idade x* l_x	*Proporção da coorte original que morreu durante a idade x* d_x	*Taxa de mortalidade* q_x
1	1	0	0
2	1	0,061	0,061
3	0,939	0,185	0,197
4	0,754	0,249	0,330
5	0,505	0,200	0,396
6	0,305	0,119	0,390
7	0,186	0,054	0,290
8	0,132	0,107	0,810
9	0,025	0,025	1

4.6.2 Tabelas de vida estática

As dificuldades em se construir uma tabela de vida de coorte para um organismo que apresenta gerações sobrepostas são facilitadas quando o organismo é séssil. Neste caso, novos emergentes ou dispersores podem ser mapeados, fotografados ou mesmo marcados, e a sua exata localização reconhecida sempre que a área de estudo for revisitada. De forma geral, contudo, os problemas práticos têm impossibilitado aos ecólogos construir muitas tabelas de vida de coorte para organismos iteróparos de ciclo de vida longo com gerações sobrepostas, mesmo quando estes são sésseis. Todavia, há uma alternativa: a construção de uma tabela de vida estática. Como veremos adiante, essa alternativa pode tornar-se muito incorreta, mas é, muitas vezes, melhor do que nenhuma.

Um exemplo interessante é trazido pelo estudo de Lowe para o cervo-vermelho em Rhum. Como já foi explicado, uma grande parte dos cervos que morreram de 1957 a 1966 pôde ter sua idade reconhecida corretamente. Assim, por exemplo, um indivíduo, recém-morto em 1961 e datado como tendo seis anos de idade, foi reconhecido como tendo dois anos em 1957. Lowe foi capaz de reconstruir a estrutura de idades da população em 1957: estrutura de idades (ou estrutura etária) é a base para a construção de tabelas de vida estática. É claro que a estrutura etária da população em 1957 poderia ter sido averiguada abatendo-se um grande número de cervos e examinando as suas idades; porém, como o objetivo do projeto era possibilitar a conservação do cervo, este método seria inapropriado para seus propósitos. (Observe que os resultados de Lowe não representavam o número total de indivíduos vivos em 1957, uma vez que algumas carcaças já teriam sido decompostas ou mesmo comidas antes que o pesquisador pudesse tê-las examinado.) Os dados de Lowe para as fêmeas do cervo-vermelho são apresentados na coluna 2 da Tabela 4.3.

É importante lembrar que os dados da Tabela 4.3 se referem a idades em 1957. Eles podem ser usados como uma base para a tabela de vida, mas somente se for assumido que não houve variação anual anterior ao ano referido no número total de nascimentos e nem nas taxas de sobrevivência específicas por idade. Em outras palavras, deve-se assumir que os 59 indivíduos de seis anos de idade vivos em 1957 foram os sobreviventes dos 78 indivíduos de cinco anos de idade vivos em 1956, que, por sua vez, foram os sobreviventes dos 81 indivíduos de quatro anos e assim por diante. Ou seja, podemos afirmar que os dados apresentados na Tabela 4.3 são os mesmos que seriam obtidos caso uma respectiva coorte dessa população *tivesse* sido acompanhada.

tabelas de vida estática: imperfeitas, mas às vezes úteis

Tendo feito tais pressuposições, as colunas l_x, d_x e q_x foram construídas. Está claro, contudo, que elas são falsas. Houve realmente mais animais no sétimo ano, comparado ao sexto, e mais animais com 15 anos do que com 14. Portanto, houve mortalidades "negativas" e taxas de mortalidade inexpressivas. Os problemas em se

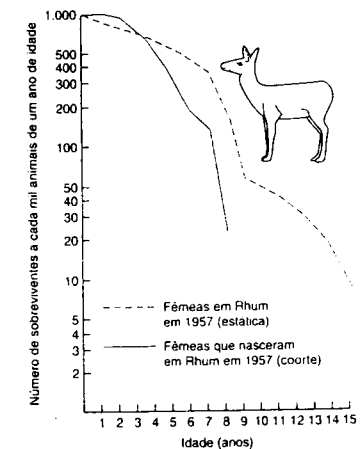



FIGURA 4.11 Curvas de sobrevivência para fêmeas do cervo-vermelho da ilha de Rhum. Como explicado no texto, uma delas está baseada na coorte de 1957 e, por isso, se aplica para o período a partir deste ano; a outra curva está baseada na tabela de vida estática para o ano de 1957 e, portanto, se aplica para a população antes deste período (segundo Lowe, 1969).

TABELA 4.3 Uma tabela de vida estática para as fêmeas do cervo-vermelho na ilha de Rhum, baseado na reconstrução da estrutura etária da população de 1957 (segundo Lowe, 1969).

Idade (anos)	*Dados reformulados observados de idade x*				*Nº de indivíduos*		
x	a_x	l_x	d_x	q_x	l_x	d_x	q_x
1	129	1	0,116	0,116	1	0,137	0,137
2	114	0,884	0,008	0,009	0,863	0,085	0,097
3	113	0,876	0,251	0,287	0,778	0,084	0,108
4	81	0.625	0,020	0,032	0,694	0,084	0,121
5	78	0,605	0,148	0,245	0,610	0,084	0,137
6	59	0,457	0,047	–	0,526	0,084	0,159
7	65	0,504	0,078	0,155	0,442	0,085	0,190
8	55	0,426	0,232	0,545	0,357	0,176	0,502
9	25	0,194	0,124	0,639	0,181	0,122	0,672
10	9	0,070	0,008	0,114	0,059	0,008	0,141
11	8	0,062	0,008	0,129	0,051	0,009	0,165
12	7	0,054	0.038	0,704	0,042	0,008	0,198
13	2	0,016	0,008	0,500	0,034	0,009	0,247
14	1	0,080	−0.023	–	0,025	0,008	0,329
15	4	0.031	0,015	0,484	0,017	0,008	0,492
16	2	0,016	–	–	0,009	0,009	1

construir tais tabelas de vida (e comparar estruturas etárias com curvas de sobrevivência) estão amplamente ilustrados.

Entretanto, os dados podem ser úteis. O objetivo de Lowe foi dar uma idéia geral das taxas de sobrevivência específicas por idade para a população antes de 1957 (quando o abate da população teve início). Ele poderia, então, ter comparado os dados obtidos com a situação após 1957, como ilustrado pela tabela de vida de coorte discutida anteriormente. O autor estava mais interessado nas tendências gerais do que nas mudanças particulares ocorridas de ano a ano. Ele, por isso, "reorganizou" as variações nos números entre as idades de 2 a 8 anos e de 10 a 16 anos e constatou um declínio constante durante esses dois períodos. O resultado está mostrado nas três colunas finais da Tabela 4.3 e na curva de sobrevivência plotada na Figura 4.11. Disso surge um quadro geral: a introdução da caça na ilha parece ter diminuído a sobrevivência em geral, superando qualquer decréscimo compensatório na mortalidade natural.

Não obstante, a utilidade de uma tabela de vida estática, sua interpretação e a estrutura etária que ela origina apresentam muitas dificuldades: em geral estruturas etárias não oferecem fáceis entendimentos sobre a dinâmica das populações.

4.6.3 Padrões de fecundidade

Padrões de fecundidade estáticos, ou seja, variações específicas, por idade, na fecundidade em uma estação reprodutiva particular, também podem fornecer informações úteis, especialmente se eles estão disponíveis para sucessivas estações reprodutivas. Isso pode ser observado para uma população do chapim-real (*Parus major*), na floresta de Wytham, próximo a Oxford, Reino Unido (Tabela 4.4), onde os dados puderam ser obtidos somente porque os nascimentos individuais puderam ser datados (nesse caso, porque as aves foram marcadas com marcas reconhecíveis após a incubação). A tabela mostra que a fecundidade média cresceu até os indivíduos completarem dois anos de idade e, após, declinou gradualmente. Na verdade, a maioria das espécies iteróparas mostra um padrão de fecundidade relacionado com a idade. Por exemplo, a Figura 4.12 demonstra a fecundidade dependente da idade para o alce, *Alces alces*, na Suécia.

4.6.4 A importância da modularidade

A ciperácea *Carex bigelowii*, que cresce em áreas alagadas da Noruega, ilustra as dificuldades de se construir qualquer tipo de tabela de vida estática para organismos modulares (e que são iteróparos com gerações sobrepostas) (Figura 4.13). *Carex bigelowii* possui um extenso sistema de rizomas subterrâneos que, à medida que cresce, produz caules aéreos. Tal crescimento é produzido por um meristema lateral na axila de uma folha pertencente a um caule aéreo "parental". Esse meristema lateral, no início, depende completamente do caule aéreo parental, mas é potencialmente capaz de desenvolver um órgão vegetativo, que pode florescer, isso acontecendo quando são produzidas 16 ou mais folhas. Após a produção de flores, os caules aéreos morrem, isto é, os caules aéreos são semélparos, embora os genetas sejam iteróparos.

Callaghan (1976) observou um número de caules aéreos bem separados, escavando para encontrar gerações mais velhas de caules aéreos parentais. Isso foi possível pela persistência no solo de caules aéreos mortos. Ele escavou 23 de tais sistemas, contendo um total de 360 caules aéreos, e foi capaz de construir um tipo de tabela de vida estática (e um padrão de fecundidade) com base nos estágios de crescimento (Figura 4.13). Havia, por exemplo, 1,04 caule aéreo vegetativo morto (por m²) com 31 a 35 folhas. Com isso, uma vez que havia também 0,26 caule aéreo no próximo estágio (com 36 a 40 folhas), ele assumiu que um total de 1,30 (isto é, 1,04 + 0,26) caule aéreo vivente integrava o estágio de 31 a 35 folhas. Como havia 1,30 caule aéreo vegetativo e 1,56 caule aéreo florífero no estágio de 31 a 35 folhas, 2,86 caule aéreo devem ter sobrevivido do estágio de 26 a 30 folhas. Dessa forma, a tabela de vida foi construída (aplicável aos módulos, não aos genetas individuais).

Parece não ter havido o estabelecimento de novos indivíduos a partir de sementes (sem novos genetas); os números de caules aéreos foram sendo mantidos somente por crescimento modular. Contudo, foi construído um "padrão de crescimento modular", análogo ao de fecundidade.

Observe, por fim, que foram usados estágios, em vez das classes de idade, nesse estudo – algo que é quase sempre necessário quando estamos lidando com organismos modulares. A variabilidade no crescimento modular, que se acumula ano após ano, faz da idade uma medida pobre para acessar as chances de um organismo morrer, se reproduzir ou mesmo crescer posteriormente.

TABELA 4.4 Tamanho médio da ninhada e idade de chapim-real (*Parus major*), na floresta de Wytham, próximo a Oxford, Reino Unido (segundo Perrins, 1965).

	1961		*1962*		*1963*	
Idade (anos)	*Número de nascimentos*	*Tamanho médio da ninhada*	*Número de nascimentos*	*Tamanho médio da ninhada*	*Número de nascimentos*	*Tamanho médio da ninhada*
1	128	7,7	54	8,5	54	9,4
2	18	8,5	43	9	33	10
3	14	8,3	12	8,8	29	9,7
4			5	8,2	9	9,7
5			1	8	2	9,5
6					1	9,0

FIGURA 4.12 Reprodução dependente da idade (tamanho médio de prole) em uma população de alces (*Alces alces*), na Suécia (médias com erros-padrão) (segundo Ericsson *et al.*, 2001).

4.7 Taxas reprodutivas, tempos de gerações e taxas de crescimento populacional

4.7.1 Relações entre as variáveis

Na seção anterior, vimos que as tabelas de vida e os padrões de fecundidade observados para espécies com gerações sobrepostas são similares àqueles construídos para espécies com gerações discretas. Dentre as espécies com gerações discretas, podemos calcular a taxa reprodutiva líquida (R_0) como um parâmetro que descreve o resultado final combinado dos padrões de sobrevivência e fecundidade. O mesmo pode ser realizado quando temos gerações sobrepostas?

Podemos observar que, para espécies com gerações discretas, R_0 descreve dois parâmetros populacionais distintos. Ele representa o número de descendentes produzidos em média por um indivíduo durante o curso de sua vida e, também, o fator de multiplicação para o tamanho populacional inicial que determinará o tamanho populacional futuro a cada geração. Com as gerações sobrepostas, quando uma tabela de vida de coorte está disponível, a taxa reprodutiva líquida pode ser calculada usando-se a seguinte fórmula:

$$R_0 = \Sigma\, l_x m_x \qquad (4.4)$$

e se referirá ao número médio de descendentes produzidos por um indivíduo. Porém, há a necessidade de se manipular adicionalmente os dados, se quisermos falar da taxa em que uma população aumenta ou diminui de tamanho – ou seja, do tempo de uma geração. As dificuldades são muito maiores quando somente uma tabela de vida estática (ou melhor, uma estrutura etária) está disponível (ver a seguir).

Devemos iniciar derivando uma relação geral que relaciona o tamanho populacional, a taxa de crescimento populacional e o tempo – mas este não medido em termos de tempo de geração. Imagine-se uma população que inicia com 10 indivíduos e após sucessivos intervalos de tempo aumente para 20, 40, 80, 160 indivíduos e assim por diante. Podemos nos referir à população inicial como N_0 (significando o tamanho populacional quando nenhum

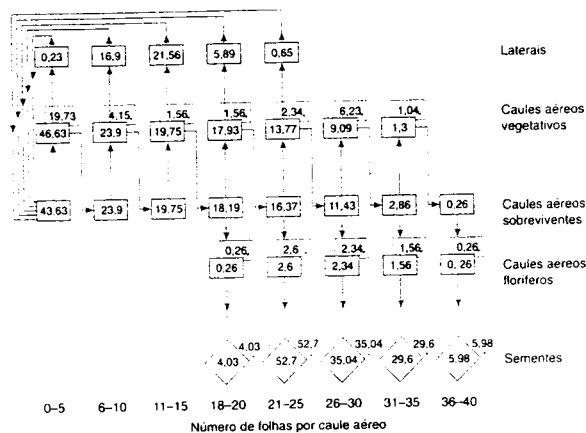



FIGURA 4.13 Uma tabela de vida estática reconstruída para os módulos (caules aéreos) de uma população de *Carex bigelowii*. As densidades por m² são apresentadas nos retângulos e as sementes, nos losangos. As setas representam os tipos de caules aéreos, enquanto as colunas representam as suas classes de tamanho. Os losangos ou retângulos mais claros representam compartimentos de caules aéreos mortos (ou sementes), e as setas mostram as rotas entre as classes de tamanho, morte ou reprodução (segundo Callaghan, 1976).

tempo esteve atuando), ao tamanho populacional após um intervalo de tempo como N_1 e, após dois intervalos, N_2 e a um tempo geral t como N_t. No presente caso, $N_0 = 10$ e $N_1 = 20$, e podemos também dizer que:

$$N_1 = N_0R, \tag{4.5}$$

em que R, neste exemplo 2, é a taxa reprodutiva líquida ou a *taxa per capita líquida de aumento populacional*. Evidentemente, populações aumentam em número quando $R > 1$ e decrescem quando $R < 1$. (Infelizmente a literatura ecológica se divide entre o uso do símbolo R e o símbolo λ para o mesmo parâmetro. Neste texto, o símbolo R será usado, mas o símbolo λ já foi utilizado algumas vezes em capítulos anteriores).

R combina o nascimento de novos indivíduos com a sobrevivência dos indivíduos existentes. Com isso, quando $R = 2$, cada indivíduo poderia gerar dois novos indivíduos e morrer após isso ou gerar somente um e permanecer vivo: em ambos os casos $R = 2$ (nascimento + sobrevivência). Observe também que, no presente caso, R permanece constante durante sucessivos intervalos de tempo, ou seja, $N_2 = 40 = N_1R$, $N_3 = 80 = N_2R$ e assim por diante. Portanto:

$$N_3 = N_1R \times R = N_0R \times R \times R = N_0\,R^3 \tag{4.6}$$

e, em termos gerais:

$$N_{t+1} = N_tR \tag{4.7}$$

e:

$$N_t = N_0R^t \tag{4.8}$$

As equações 4.7 e 4.8 reúnem o tamanho populacional, a taxa de crescimento e o tempo, que podem agora ligar-se sucessivamente com R_0, a taxa reprodutiva líquida, e com o tempo de geração (definido como os intervalos T de tempo). Na Seção 4.5.2, verificamos que R_0 é o fator de multiplicação que converte um tamanho populacional em outro, uma geração posterior, ou seja, intervalos de tempo T. Assim:

R, R0 e T

$$N_T = N_0R_0 \tag{4.9}$$

Porém, podemos observar a partir da equação 4.8 que:

$$N_T = N_0R^T \tag{4.10}$$

Portanto:

$$R_0 = R^T \tag{4.11}$$

ou, se tomarmos o logaritmo natural em ambos os lados:

$$\ln R_0 = T \ln R \tag{4.12}$$

O termo ln R é geralmente representado por r, a *taxa intrínseca de aumento natural*. Esse parâmetro é a taxa na qual a população aumenta em tamanho, ou seja, a mudança no tamanho da população por indivíduo por unidade de tempo. Uma população aumentará se $r > 0$ e diminuirá se $r < 0$; podemos observar das equações anteriores que:

r, a taxa intrínseca de aumento natural

$$r = \ln R_0 / T. \tag{4.13}$$

Resumindo, temos uma relação entre o número médio de descendentes produzidos por um indivíduo durante seu tempo de vida, R_0, a taxa de aumento populacional por unidade de tempo, r (ln = R), e o tempo de geração, T. Anteriormente, com gerações discretas (ver Seção 4.5.2), a unidade de tempo era a geração, fazendo com que R_0 fosse igual a R.

4.7.2 Estimando as variáveis das tabelas de vida e dos padrões de fecundidade

Em populações com gerações sobrepostas (ou reprodução contínua), r é a taxa intrínseca de aumento natural que a população tem o *potencial* de atingir; porém, ela só conseguirá atingir um novo patamar de indivíduos se os padrões de sobrevivência e fecundidade permanecerem estáveis por um longo período. Se isso acontecer, r será alcançado gradualmente (e então mantido) e no mesmo período, a população obterá, de forma gradual, uma estrutura etária estável (ou seja, com permanentes proporções entre cada classe de idade; ver a seguir). Se, por outro lado, os padrões de fecundidade e sobrevivência se alterarem no tempo – como quase sempre acontece – então a taxa de aumento mudará continuamente, sendo impossível caracterizar a população em um único padrão. Apesar disso, pode ser útil caracterizar uma população em termos de seu potencial, especialmente quando o objetivo é fazer uma comparação, por exemplo, de várias populações de uma espécie em ambientes diferentes, para observar qual destes é o mais adequado para a espécie.

A forma mais exata de calcular r é pela equação:

$$\Sigma\, e^{-rx} l_x m_x = 1 \tag{4.14}$$

em que os valores de l_x e m_x são obtidos de uma tabela de vida de coorte e "e" é a base dos logaritmos naturais. Contudo, essa é uma equação "implícita", que não pode ser resolvida diretamente (somente por iteração, utilizando um computador), e sem qualquer significado biológico claro. É mais comum, portanto, utilizar uma equação semelhante à 4.13:

$$r = \ln R_0 / T_c \tag{4.15}$$

em que T_c representa o *tempo de geração de uma coorte* (ver a seguir). Esta equação compartilha com a equação 4.13 a vantagem de deixar explícita a dependência de r sobre a capacidade reprodutiva dos indivíduos (R_0) e o tempo de uma geração (T). A equação 4.15 é uma boa aproximação quando $R_0 \approx 1$ (isto é, quando o tamanho da população permanece relativamente constante), quando há pouca variação no tempo de geração, ou para alguma combinação dessas duas condicionantes (May, 1976).

Podemos estimar r da equação 4.15 se conhecermos o valor do tempo de geração de uma coorte (T_c), o qual é o tempo médio compreendido entre o nascimento dos indivíduos e o nascimento da sua prole. Isso, em média, é a soma de todos esses tempos individuais, divididos pelo número total de prole, ou melhor:

$$T_c = \Sigma\, x l_x m_x \,/\, \Sigma\, l_x m_x$$

ou

$$T_c = \Sigma\, x l_x m_x \,/\, R_0. \tag{4.16}$$

Esta equação é semelhante à do tempo de geração, T, pois não leva em conta o fato de que alguma prole gerada pela coorte pode também gerar novos indivíduos durante o tempo reprodutivo dos seus pais.

Assim, as equações 4.15 e 4.16 possibilitam calcular T_c e um valor aproximado de r, este advindo de uma tabela de vida de coorte com gerações sobrepostas ou com reprodução contínua. Em suma, elas dão um resumo dos parâmetros de que necessitamos. Um exemplo está apresentado na Tabela 4.5, usando dados para a craca, *Balanus glandula*. Observe que o valor preciso de r, pela equação 4.14, é 0,085, semelhante ao valor aproximado de 0,080, enquanto T_c calculado pela equação 4.13, é 2,9 anos, comparado a T_c = 3,1 anos. As aproximações, neste caso, são, evidentemente, satisfatórias. Elas demonstraram que, enquanto r estiver acima de zero, a população tenderá a aumentar em tamanho, embora de forma um pouco lenta, se os parâmetros calculados se mantiverem constantes no tempo. Por outro lado, podemos dizer que, a julgar pelos dados dessa tabela de vida de coorte, a população de cracas tem uma boa chance de continuar existindo.

4.7.3 A projeção de uma população a partir de uma matriz

Um método mais útil e seguro de analisar e interpretar os padrões de sobrevivência e de fecundidade de uma população com gerações sobrepostas utiliza projeções por meio de matrizes (ver Caswell, 2001, para uma explanação mais completa). A palavra "projeção" nesse contexto é importante. Semelhante aos métodos anteriormente apresentados, a idéia aqui não é ter o resultado presente de uma população e apenas prever o que irá acontecer a ela no futuro, mas projetar a população futura se os atuais padrões de sobrevivência e fecundidade se mantiverem constantes. Caswell faz uma analogia ao velocímetro de um carro: ele é uma peça fundamental que nos informa o estado presente do veículo, porém, a leitura de, por exemplo, 80km/h não deixa de ser uma projeção, não o fato real de que percorremos 80km em uma hora exata.

A matriz de projeção de uma população reconhece que a maioria dos ciclos de vida compreende uma seqüência de classes distintas com taxas de fecundidade e sobrevivência diferentes: estágios do ciclo de vida, talvez, ou classes de tamanho, em vez de simplesmente diferentes idades. O padrão resultante pode ser resumido em uma representação gráfica do ciclo de vida, que na ver-

representações gráficas dos ciclos de vida

TABELA 4.5 Uma tabela de vida de coorte e padrões de fecundidade específicos por idade para a craca, *Balanus glandula*, em Pile Point, San Juan Island, Washington (Connell, 1970). Os cálculos de R_0, T_c e do valor aproximado de r estão explicados no texto. Os números marcados com asterisco foram interpolados a partir da curva de sobrevivência.

Idade (anos) x	a_x	l_x	m_x	$l_x m_x$	$x l_x m_x$
0	1.000.000	1	0	0	
1	62	0,0000620	4.600	0,285	0,285
2	34	0,0000340	8.700	0,296	0,592
3	20	0,0000200	11.600	0,232	0,696
4	15,5*	0,0000155	12.700	0,197	0,788
5	11	0,000110	12.700	0,140	0,700
6	6,5*	0,0000065	12.700	0,082	0,492
7	2	0,0000020	12.700	0,025	0,175
8	2	0,0000020	12.700	0,025	0,200
				1,282	3,928

$R_0 = 1{,}282; \quad T_c = \frac{3{,}928}{1{,}282} = 3{,}1; \quad r \approx \frac{\ln R_0}{T_c} = 0{,}08014$

dade é um fluxograma que descreve as transições de uma fase a outra através do tempo. Dois exemplos são apresentados na Figura 4.14 (ver também Caswell, 2001). O primeiro (Figura 4.14a) indica uma simples seqüência de classes em que, em cada período de tempo, os indivíduos da classe i podem (i) sobreviver e permanecer na mesma classe (com probabilidade p_i); (ii) sobreviver e crescer, para passar para a próxima classe (com probabilidade g_i); e (iii) gerar m_i novos indivíduos que farão parte de classes mais jovens/menores. Além disso, como mostra a Figura 4.14b, uma representação gráfica de um ciclo de vida também pode envolver ciclos mais complexos, por exemplo, tanto com reprodução sexuada (no exemplo da figura, a classe 4 gerando sementes da classe 1) quanto com crescimento vegetativo de novos módulos (no exemplo, de módulo maduro da classe 3 a um novo módulo, da classe 2). É importante observar que a notação aqui é um pouco diferente daquela utilizada em uma tabela de vida, como a Tabela 4.1. Nesta, o foco eram as classes etárias, e a passagem do tempo significava a passagem de uma idade à outra: os valores de p se referiam à sobrevivência de uma classe a outra. Aqui, pelo contrário, a sobrevivência de um indivíduo não significa passar de uma classe a outra, e, por isso, é necessário distinguir a sobrevivência dentro de uma classe (neste caso, valores p) de passagem e a sobrevivência para a classe seguinte (valores g).

A informação apresentada na representação gráfica de um ciclo de vida pode ser resumida de uma forma matricial. Tais matrizes são apresentadas ao lado dos gráficos, na Figura 4.14. A convenção é dispor os elementos de uma matriz dentro de um quadrado limitado por colchetes. De fato, a matriz de projeção é sempre "quadrada": ela tem o mesmo número de linhas e de colunas. As linhas referem-se aos números de indivíduos de uma determinada classe em um determinado período e as colunas, aos números anteriores a esse período. Por exemplo, o elemento matricial da terceira linha e segunda coluna descreve o fluxo de indivíduos da segunda classe para a terceira classe. Mais especificamente, então, e utilizando a informação do ciclo de vida da Figura 4.14a, os elementos apresentados na diagonal principal, do canto superior esquerdo ao canto inferior direito, representam as probabilidades de sobrevivência e de permanência na mesma classe (os ps); os elementos apresentados na primeira linha representam as fecundidades de cada classe subseqüente (os ms), enquanto os gs, as probabilidades de sobrevivência até a próxima classe, aparecem na subdiagonal, abaixo da diagonal principal (de 1 a 2, de 2 a 3, etc.).

É vantajoso resumir as informações dessa forma porque, utilizando regras-padrão de informação matricial, podemos tomar o número de indivíduos nas diferentes classes (n_1, n_2, etc.) em um momento no tempo (t_1), expresso aqui como uma "coluna-vetor" (uma matriz que compreende apenas uma coluna), *pré-multiplicar* este vetor pela matriz de projeção e gerar os números nas diferentes classes em um momento do tempo subseqüente

(a)

$$\begin{bmatrix} p_1 & m_2 & m_3 & m_4 \\ g_1 & p_2 & 0 & 0 \\ 0 & g_2 & p_3 & 0 \\ 0 & 0 & g_3 & p_4 \end{bmatrix}$$

(b)

$$\begin{bmatrix} p_1 & 0 & 0 & m_4 \\ g_1 & p_2 & m_3 & 0 \\ 0 & g_2 & p_3 & 0 \\ 0 & 0 & g_3 & p_4 \end{bmatrix}$$

FIGURA 4.14 Representações gráficas e matrizes de projeção populacionais para dois diferentes ciclos de vida. A conexão entre os gráficos e as matrizes está explicada no texto. (a) Um ciclo de vida com quatro classes sucessivas. Durante um certo período de tempo, os indivíduos podem sobreviver dentro da mesma classe (probabilidade p_i), sobreviver e passar para a próxima classe (probabilidade g_i) ou morrer, sendo que os indivíduos das classes 2, 3 e 4 podem gerar novos indivíduos da classe 1 (fecundidade m_i). (b) Outro ciclo de vida com quatro classes, porém, neste caso, somente a classe 4 pode gerar indivíduos da classe 1, sendo que a classe 3 pode "gerar" (talvez por crescimento vegetativo) novos indivíduos da classe 2.

(t_2). Os mecanismos disso – ou seja, onde cada elemento do novo vetor é gerado – são apresentados como segue:

$$\begin{bmatrix} p_1 & m_2 & m_3 & m_4 \\ g_1 & p_2 & 0 & 0 \\ 0 & g_2 & p_3 & 0 \\ 0 & 0 & g_3 & p_4 \end{bmatrix} \times \begin{bmatrix} n_{1,t1} \\ n_{2,t1} \\ n_{3,t1} \\ n_{4,t1} \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} n_{1,t2} \\ n_{2,t2} \\ n_{3,t2} \\ n_{4,t2} \end{bmatrix}$$

$$= \begin{bmatrix} (n_{1,t1} \times p_1) + (n_{2,t1} \times m_2) + (n_{3,t1} \times m_3) + (n_{4,t1} \times m_4) \\ (n_{1,t1} \times g_1) + (n_{2,t1} \times p_2) + (n_{3,t1} \times 0) + (n_{4,t1} \times 0) \\ (n_{1,t1} \times 0) + (n_{2,t1} \times g_2) + (n_{3,t1} \times p_3) + (n_{4,t1} \times 0) \\ (n_{1,t1} \times 0) + (n_{2,t1} \times 0) + (n_{3,t1} \times g_3) + (n_{4,t1} \times p_4) \end{bmatrix}$$

Assim, os números na primeira classe, n_1, correspondem aos sobreviventes daquela classe no tempo anterior mais aqueles que nasceram e ingressaram na classe, e assim por diante. A Figura 4.15 mostra esse processo repetido 20 vezes (ou seja, 20 unidades de tempo), partindo-se de valores hipotéticos inseridos na figura. Fica claro que existe um período inicial (transitório) em que as proporções das diferentes classes se alteram, umas aumentando e outras decrescendo, porém, após cerca de nove unidades de tempo, todas as classes crescem exponencialmente (linhas retas em uma escala logarítmica) em uma mesma proporção. O valor de R é 1,25. Da mesma forma, as proporções são constantes nas diferentes classes (que podem ser etárias): a população atingiu uma estável estrutura de classes, com números nas razões 51,5: 14,7: 3,8: 1.

Uma matriz de projeção populacional, portanto, nos possibilita resumir um arranjo potencialmente complexo de sobrevivência, crescimento e reprodução e caracterizar uma população sucintamente por meio da sua taxa de aumento *per capita*, R, subentendida pela matriz. Porém, este "assintótico" R pode ser determinado diretamente, sem a necessidade de uma simulação, aplicando-se os métodos da álgebra matricial, embora isto não esteja nos propósitos deste texto (ver Caswell, 2001). Além disso, tais análises algébricas podem, também, indicar se uma distribuição estável de classes será alcançada e quais proporções cada classe apresentará. Isso pode demonstrar a importância de cada componente da matriz no resultado geral final, R – um tópico que retomaremos na Seção 14.3.2.

4.8 Evolução da história de vida

A história de vida de um organismo compreende, durante seu ciclo de vida, o padrão de crescimento, a diferenciação, a armazenagem e a reprodução. Vimos, nas seções anteriores, alguma variedade de padrões de história de vida e quais as conseqüências desses padrões para as taxas de aumento populacional. Porém, podemos entender como evoluíram as histórias de vida de diferentes espécies? De fato, há no mínimo três diferentes tipos de questões que são comumente evocadas acerca da evolução de histórias de vida.

A primeira está relacionada com as características individuais das histórias de vida. Por que os andorinhões, por exemplo, em geral produzem ninhadas de três ovos – ainda que fisiologicamente sejam capazes de produzir mais filhotes – uma vez que outras espécies de aves produzem ninhadas maiores? Podemos estabelecer que *aquele* tamanho de ninhada é o mais produtivo, ou seja, o melhor ajustado em termos evolutivos, e o que determina esse tamanho particular?

A segunda questão está relacionada com as relações entre as características das histórias de vida. Por que, por exemplo, a razão entre idade à primeira maturação sexual e longevidade média é muitas vezes fortemente constante entre um grupo de organismos e nitidamente diferente entre grupos (por exemplo, em mamíferos é 1,3, em peixes é 0,45)? Qual é a

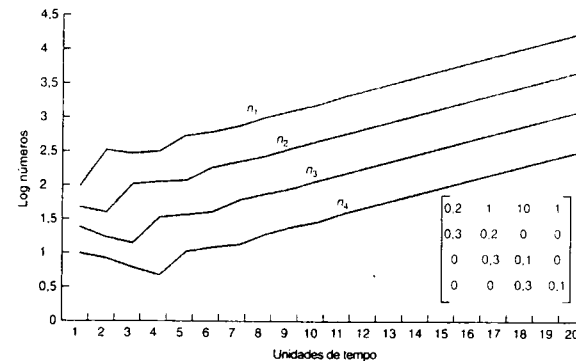



FIGURA 4.15 Uma população crescendo de acordo com o ciclo de vida mostrado na Figura 4.14a, com valores hipotéticos inseridos na matriz. As condições iniciais foram de 100 indivíduos na classe 1 (n_1=100), 50 na classe 2, 25 na classe 3 e 10 na classe 4. Em uma escala logarítmica (eixo y), o crescimento exponencial é representado como uma linha reta. Assim, após cerca de 10 unidades de tempo, as linhas paralelas indicam que todas as classes estão crescendo a uma mesma taxa (R = 1,25) e que foi alcançada uma estável estrutura de classes.

base para a ligação entre essas duas características dentro de um grupo de organismos relacionados? Qual é a base para que grupos diferentes apresentem parâmetros diferentes?

A terceira questão, por fim, está focada nas relações entre as histórias de vida e os hábitats. Como explicar que as orquídeas, por exemplo, produzem muitas sementes minúsculas, quando árvores tropicais do gênero *Mora* produzem apenas algumas sementes grandes? Essa diferença pode estar relacionada diretamente com as diferenças nos hábitats que esses organismos ocupam? Ou há outras diferenças entre eles?

O estudo da evolução das diferentes histórias de vida é, em suma, uma busca por padrões – e por explicações para esses padrões. Não devemos esquecer, contudo, que cada história de vida, e cada hábitat, é única. Devemos encontrar maneiras de descrever, portanto, as histórias de vida, na tentativa de reunir, classificar e comparar todas elas e todos os hábitats nos quais elas evoluíram. Somente então poderemos buscar associações entre uma característica de história de vida e outra ou entre características de história de vida e propriedades dos hábitats em que elas são encontradas. É importante entender que a existência de uma característica de história de vida pode limitar a possível gama de algumas outras características, e a morfologia e a fisiologia de um organismo podem limitar a possível gama de todas as características de história de vida. O máximo que a seleção natural pode fazer é favorecer, em um ambiente particular, com suas demandas conflitantes, aquelas características que tenderão a ter mais sucesso, em especial por deixar mais descendentes.

Fundamentalmente, muito do sucesso na busca por um entendimento para a evolução das características das histórias de vida tem sido baseado em um conceito de otimização: estabelecer que a combinação das características observadas na natureza são aquelas com valor adaptativo mais alto (Stearns, 2000). Contudo, é interessante também observar que existem abordagens alternativas – uma bem-estabelecida e duas outras mais recentes – que certamente são ainda teóricas, pois suas capacidades de explicar os dados reais ainda são limitadas, em comparação à abordagem da otimização (Stearns, 2000). A primeira denomina-se "retardar a aposta" (*bet-hedging*): quando o *fitness* flutua, pode ser mais importante atrasar (ou investir menos) momentos reprodutivos de períodos de baixo *fitness* do que evoluir para um único ótimo (Gillespie, 1977). A segunda reconhece que o *fitness* de qualquer história de vida não pode ser visto de modo isolado: ele depende das histórias de vida de outros indivíduos da população, fazendo com que esse parâmetro seja "dependente da freqüência" – dependente das proporções exibidas pela população (p. ex., Sinervo *et al.*, 2000). Por fim, a terceira inclui uma consideração sobre a dinâmica da população na qual está sendo estudada, em vez de adotar a usual perspectiva simplificadora de estabilidade populacional (p. ex., Ranta *et al.*, 2000). Não obstante, aqui enfocamos a abordagem da otimização.

4.8.1 Componentes das histórias de vida

Quais são os componentes mais importantes da história de vida de um organismo qualquer? O tamanho corporal talvez seja o aspecto mais evidente. Essa característica, como vimos anteriormente, é muito variável nos organismos modulares. Um tamanho grande pode aumentar a capacidade competitiva de um organismo, aumentar seu sucesso como predador ou diminuir a sua vulnerabilidade à predação, aumentando, portanto, a sua sobrevivência. A capacidade para estocar mais energia e/ou recursos também pode beneficiar aqueles organismos que passam por períodos de suprimento nutricional reduzido ou irregular (provavelmente válido para a maioria das espécies, por algum tempo). E, naturalmente, indivíduos maiores em geral produzem prole maior. Contudo, o tamanho pode aumentar alguns riscos: um indivíduo arbóreo grande tem maior probabilidade de ser derrubado em um temporal, muitos predadores exibem preferências por presas maiores, e, claro, indivíduos maiores requerem mais recursos para sobreviver estando mais sujeitos, portanto, a privações. Com isso, é fácil constatar por que estudos detalhados estão confirmando que um tamanho intermediário, e não máximo, parece ser o ótimo (Figura 4.16).

O desenvolvimento de um indivíduo consiste na diferenciação progressiva de suas partes, capacitando-o a realizar atividades variadas ao longo de sua história de vida. Portanto, um desenvolvimento rápido pode aumentar o *fitness*, pois isso leva ao rápido início da reprodução. Como já vimos, a reprodução pode ocorrer como um evento único e explosivo (semelparidade) ou como uma série de eventos repetidos (iteroparidade). Entre os organismos iteróparos, há possibilidade de variação no número de ninhadas, e todos os organismos podem variar no número de descendentes em cada ninhada.

Um descendente individual pode variar em tamanho. Um descendente maior pode ser melhor competidor, obter com mais vantagem os nutrientes e ser um melhor sobrevivente em condições adversas. Portanto, eles terão mais chance de sobreviver e se reproduzir.

Combinando todos esses aspectos, as histórias de vida são muitas vezes descritas em termos de uma medida combinada de atividade reprodutiva, conhecida como "alocação reprodutiva" (também chamado de "esforço reprodutivo"). Este conceito é melhor definido como a proporção dos recursos disponíveis alocados para a reprodução em um período determinado; mas isso é mais fácil de definir do que de medir. Um exemplo é apresentado na Figura 4.17, envolvendo a alocação de nitrogênio, um recurso fundamental nesse caso. Na prática, mesmo os melhores estudos conseguem em geral, monitorar apenas a alocação de energia ou somente o peso seco de diversas estruturas durante os estágios do ciclo de vida do organismo.

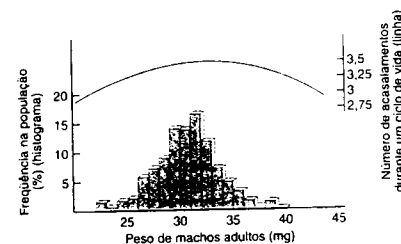
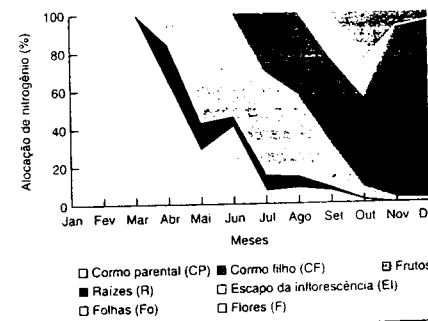



FIGURA 4.16 Em machos adultos da mosca *Coenagrion puella*, o tamanho ótimo previsto (em peso) é intermediário (linha), correspondendo ao tamanho modal encontrado na população (barras). A linha assume a forma oval porque a taxa de acasalamento decresce com o peso, enquanto a longevidade aumenta com este parâmetro (taxa de acasalamento = 1,15 a 0,018 peso, $P < 0,05$; longevidade = 0,21 a 0,44 peso, $P < 0,05$; $n = 186$) (segundo Thompson, 1989).

4.8.2 Valor reprodutivo

A seleção natural favorece aqueles indivíduos que realizam a maior contribuição para o futuro da população à qual pertencem. Todos os componentes da história de vida afetam esta contribuição, influenciando, em última instância, a fecundidade e a sobrevivência do indivíduo. É necessário, contudo, reunir esses efeitos em um único parâmetro, para que diferentes histórias de vida possam ser avaliadas e comparadas. Muitas medidas de *fitness* têm sido usadas. As melhores têm utilizado informações sobre fecundidade e sobrevivência, porém de muitas maneiras diferentes, com muitas discussões a respeito de qual é a mais apropriada. A taxa intrínseca de aumento natural, *r*, e a taxa líquida reprodutiva, R_0 (ver anteriormente), foram defendidas como um "valor reprodutivo" (Fisher, 1930; Williams, 1966), principalmente ao nascer (Kozlowski, 1993; de Jong, 1994). Contudo, para uma discussão dos padrões básicos das histórias de vida, as similaridades entre essas várias medidas são mais importantes do que pequenas diferenças entre elas. Aqui, nos concentraremos apenas no valor reprodutivo.

descrição do valor reprodutivo

O valor reprodutivo está descrito em detalhes no Quadro 4.1. Para muitos propósitos, entretanto, esses detalhes podem ser ignorados, desde que se considere que: (i) o valor reprodutivo em uma determinada idade ou estágio é a soma da capacidade reprodutiva atual mais a futura (chamada de valor reprodutivo residual, VRR); (ii) o VRR combina a sobrevivência futura esperada com a fecundidade futura esperada; (iii) isto é realizado de uma maneira que leva em conta a contribuição de cada indivíduo para as futuras gerações, relacionada às contribuições de outros indivíduos; e (iv) a história de vida favorecida pela seleção natural, entre aqueles indivíduos da população, será aquela para a qual é mais alta a soma do rendimento atual e do VRR.

A Figura 4.18 ilustra o modo pelo qual o valor reprodutivo muda com a idade em duas populações opostas. Ele é baixo para indivíduos jovens, quando cada um destes apresenta uma baixa probabilidade de sobrevivência até alcançar a maturidade sexual; porém, para aqueles que sobrevivem, o valor reprodutivo aumenta constantemente à medida que a idade da primeira reprodução é atingida, tornando-se maior quanto maior for a taxa de sobrevivência deles. O valor reprodutivo torna-se novamente decrescente para os indivíduos mais velhos, uma vez que a produção de novos indivíduos nestas idades é menor, além da expectativa de vida ser muito baixa. A variação do valor reprodutivo é, assim, dependente dos padrões das taxas de mortalidade e natalidade, específicos para cada idade, da espécie que está sendo objeto de estudo.

4.8.3 *Trade-offs*

Toda a história de vida de um organismo deve, se necessário, apresentar um compromisso na alocação dos recursos que es-

FIGURA 4.17 Alocação percentual de nitrogênio, para diferentes estruturas, durante o ciclo de vida da espécie vegetal perene *Sparaxis grandiflora*, na África do Sul, onde a produção de frutos ocorre na primavera (setembro a dezembro no Hemisfério Sul). A planta cresce a cada ano a partir de um cormo, que é substituído durante a estação de crescimento, mas observe, no final da estação de crescimento, o desenvolvimento de partes reprodutivas a expensas de raízes e folhas. As partes vegetais estão indicadas à direita, ilustrando uma planta no início da primavera (segundo Ruiters e McKenzie, 1994).

QUADRO 4.1 Valor Reprodutivo

O valor reprodutivo de um organismo de idade x (VR_x) é a moeda-corrente pela qual se avalia o valor da história de vida à luz da seleção natural. Ela é definida por meio das tabelas de vida discutidas neste capítulo. Mais especificamente:

$$VR_x = \sum_{y=x}^{y=y_{max}} \left(\frac{l_y}{l_x} \cdot m_y \cdot R^{x-y} \right)$$

em que m_x é a taxa de natalidade do indivíduo na classe de idade x; l_x é a probabilidade de sobrevivência do indivíduo até alcançar a idade x; R é a taxa reprodutiva líquida da população por unidade de tempo (sendo o tempo, aqui, o intervalo de idade); e Σ significa "o somatório de".

Para entender a equação acima, é necessário dividir VR_x em seus componentes:

$$VR_x = m_x + \sum_{y=x+1}^{y=y_{max}} \left(\frac{l_y}{l_x} \cdot m_y \cdot R^{x-y} \right)$$

Aqui, m_x, a taxa de nascimento média por indivíduo na idade x, pode ser entendida como seu *rendimento produtivo atual*. O restante é, então, o *valor reprodutivo residual* (Williams, 1966): a soma das "expectativas de reprodução" de todas as idades restantes, modificado em cada caso por R^{x-y}, por razões descritas a seguir. A "expectativa de reprodução" por classe de idade y é ($l_y/l_x \cdot [m_y]$), ou seja, é a taxa de natalidade do indivíduo que deverá alcançar aquela idade (m_y), multiplicada pela probabilidade de realmente fazê-lo já tendo alcançado a idade x (l_y/l_x).

O valor reprodutivo adquire sua forma mais simples quando o tamanho populacional permanece aproximadamente constante. Em tais casos, $R = 1$ e pode ser ignorado. O valor reprodutivo de um indivíduo consiste no seu rendimento reprodutivo ao longo da expectativa de seu ciclo de vida (a partir da idade corrente até todas as subseqüentes).

Contudo, deve-se levar em consideração quando a população aumenta ou diminui de forma consistente. Se a população aumenta, $R > 1$ e $R^{x-y} < 1$ (porque $x < y$). Portanto, os termos da equação são reduzidos por R^{x-y} quanto maior for o valor de y, significando que a reprodução futura (ou "residual") adiciona relativamente pouco a VR_x, porque a contribuição proporcional futura de um indivíduo em uma população crescente é pequena – onde a prole atual ou a reprodução existente em classes mais jovens tem uma oportunidade de contribuir mais para o crescimento da população. De forma inversa, se a população está decrescendo, então $R < 1$ e $R^{x-y} > 1$, e os termos da equação são sucessivamente aumentados, refletindo uma maior contribuição na reprodução futura.

Em qualquer história de vida, os valores reprodutivos de idades diferentes estão intimamente conectados, no sentido que, quando a seleção natural atua para maximizar a reprodução em uma dada classe etária, ela restringe os valores para idades subseqüentes (e de todos os parâmetros da tabela de vida). Por isso, de forma geral, a seleção natural atua principalmente na maximização do valor reprodutivo *no nascimento*, VR_0 (Kozlowski, 1993). (Não há uma contradição entre isso e o fato de que o valor reprodutivo é tipicamente baixo no nascimento [Figura 4.18]. A seleção natural pode discriminar somente entre aquelas opções disponíveis para aquela idade.)

tão disponíveis a ele. Recursos destinados para uma atividade tornam-se indisponíveis para outras atividades. Um *trade-off* é uma relação negativa entre duas características da história de vida, em que aumentos em uma estão associados a decréscimos na outra, como resultado de tais compromissos.* Por exemplo, indivíduos do abeto de Douglas, *Pseudotsuga menziesii*, se beneficiam tanto pela reprodução quanto pelo crescimento (já que, entre outras coisas, isto aumenta a reprodução futura), porém quanto mais cones são produzidos, menor é o crescimento (Figura 4.19a). Machos da mosca-das-frutas se beneficiam de um longo período de atividade reprodutiva e de uma alta freqüência de acasalamentos, porém, quanto maior a atividade reprodutiva em idades iniciais prematuras, maior é a mortalidade (Figura 4.19b).

É um erro pensar que essas correlações negativas são abundantes na natureza, apenas à espera de serem observadas. Pelo contrário, em geral não podemos esperar ver *trade-offs* pela simples observação de correlações em populações naturais (Lessells, 1991). Em um primeiro momento, se há uma clara otimização de combinar crescimento e rendimento reprodutivo, então todos os indivíduos podem se aproximar deste ótimo e, dessa forma, na população não haveria variação nessas características para que um *trade-off* fosse reconhecido. Além disso, se há variação entre os indivíduos na quantidade de recursos que eles têm à disposição, então é provável uma correlação positiva (e não negativa) entre dois processos aparentemente alternativos (alguns indivíduos serão ótimos em variados aspectos, enquanto outros, nem tanto). Por exemplo, na Figura 4.20, a serpente *Vipera aspis* sob ótima condição produz ninhadas maiores e também consegue se recuperar com mais rapidez para se reproduzir novamente.

Duas abordagens têm procurado resolver esses problemas e, por conseqüência, permitido a investigação da natureza das curvas dos *trade-offs*. A primeira baseia-se em comparações de indivíduos *geneticamente* diferentes, e genótipos diferentes são encarados como alternativas distintas quanto à alocação de recursos. Esses genótipos podem ser comparados de dois modos: (i) por um experimento reprodutivo, em que grupos geneticamente contrastantes são acasalados e depois comparados; (ii) por um experimento de seleção, em que uma população é submetida a uma pressão seletiva para alterar uma certa característica, e, após, são monitoradas as mudanças associadas em outras características. Por exemplo, em um experimento de seleção, populações da mariposa indiana *Plodia interpunctella*, que desenvolveu um aumento da resistência a um vírus que a infectava por muitas gerações, exibiu um decréscimo associado (correlação negativa) na sua taxa de desenvolvimento (Boots e Begon, 1993). No geral, entretanto, a busca por correlações genéticas tem gerado mais relações positivas ou nulas do que negativas

* N. de T. Falando em termos evolutivos.

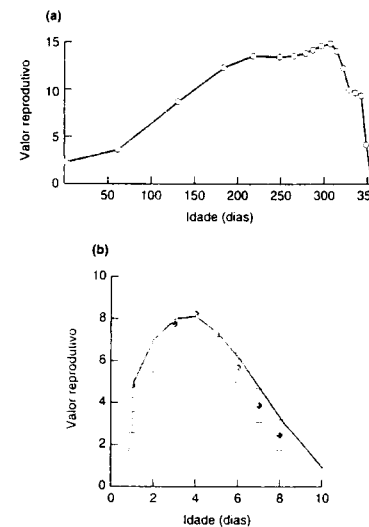



FIGURA 4.18 O valor reprodutivo geralmente aumenta e depois decai com a idade, como explicado no texto. (a) A espécie vegetal anual *Phlox drummondii*, descrita no início do capítulo (segundo Leverich e Levin, 1979). (b) O gavião, *Accipiter nisus*, no sul da Escócia. Os símbolos cheios (±1 erro-padrão) referem-se apenas a indivíduos acasalados; os símbolos vazios, a indivíduos não-reprodutivos (segundo Newton e Rothery, 1997). Observe que em ambos os casos a escala vertical é arbitrária, no sentido de que a taxa de aumento (R) para a população total não era conhecida, por isso, foi assumido um valor qualquer.

(Lessells, 1991). Isso tem, portanto, limitado o sucesso de se medir os *trade-offs* no campo, a despeito deste conceito receber forte apoio dos pesquisadores, em virtude da sua aproximação direta com a base de diferenças seletivas entre as histórias de vida (Reznick, 1985; Rose *et al.*, 1987).

Uma abordagem alternativa é usar manipulações experimentais, para revelar um *trade-off* diretamente de uma correlação *fenotípica* negativa. O estudo com *Drosophila*, na Figura 4.19b, é um exemplo disso. A maior vantagem na manipulação experimental, comparada apenas à simples observação, é que os indivíduos são considerados tratamentos experimentais ao acaso, em vez de diferirem um do outro, por exemplo, na quantidade de recurso que têm à disposição. Esse contraste está ilustrado na Figura 4.21, que mostra dois conjuntos de dados para o besouro *Callosobruchus maculatus*, em que a fecundidade e a longevidade estavam correlacionadas. Uma simples observação de uma população não-manipulada no campo deu origem a uma correlação positiva: os "melhores" indivíduos eram mais longevos e ovopositaram mais. Contudo, quando a fecundidade variou, não por causa da diferença na disponibilidade de recursos, mas porque o acesso a locais de ovoposição e/ou o acesso a parceiros para reprodução foram manipulados, revelou-se um *trade-off* (correlação negativa).

No entanto, o contraste entre manipulação experimental ("melhor") e observação descritiva ("pior") nem sempre é direto (Bell e Koufopanou, 1986; Lessells, 1991). Algumas manipulações sofrem dos mesmos problemas que as simples observações no campo. Por exemplo, se o tamanho da ninhada é manipulado por meio de suplementação alimentar, então as melhoras em outras características são esperadas. É importante que a manipulação altere uma característica-alvo e não uma qualquer. Por outro lado, observações diretas podem ser aceitáveis, se baseadas em "experimentos naturais". Por exemplo, é provável que, como resultado da "chuva de sementes" (ver Seção 9.4), a população de abetos da Figura 4.19a tenha grandes e pequenas produções de pinhas em resposta a fatores outros que não a disponibilidade de recursos, e que a correlação negativa, portanto, represente apenas um *trade-off* subjacente.

4.8.4 O custo de reprodução

A maioria das atenções tem sido dirigida aos *trade-offs* que revelam um aparente "custo de reprodução" (CR). O termo "custo", aqui, é usado para indicar que um indivíduo, ao aumentar suas energias para as atividades reprodutivas, tenderá a diminuir sua sobrevivência e/ou taxa de crescimento corporal, diminuindo, conseqüentemente, seu potencial para a reprodução no futuro. Isso é mostrado pelos abetos e moscas-das-frutas, na Figura 4.19, e pelos besouros, na Figura 4.21. Os custos da reprodução podem ser mais facilmente observados em plantas. Todos os bons jardineiros sabem, por exemplo, que, para prolongar a sobrevivência de herbáceas floríferas perenes, as sementes em maturação devem ser removidas, pois elas competem por recursos que serão utilizados para melhorar a capacidade de sobrevivência da planta-mãe ou até mesmo investir em eventos reprodutivos futuros. Na tasneira, *Senecio jacobaea*, somente aqueles indivíduos que alocam menor esforço na reprodução sobrevivem ao final de uma estação reprodutiva (Figura 4.22).

4.8.5 O número e o *fitness* da prole

Um segundo *trade-off*-chave é aquele entre o número e o *fitness* individual da prole. Há, no mínimo uma relação inversa entre número e tamanho da prole, dentro de dado investimento reprodutivo total. Ou seja, a alocação reprodutiva pode ser dividida entre uma prole numerosa com tamanho corporal menor ou uma prole menos numerosa com indivíduos maiores em tamanho. Entretanto, tamanho de semente ou de ovo é somente uma forma de se medir o *fitness*. Pode ser mais apropriado medir o *trade-off* entre o número de descendentes e a sua sobrevivência ou a taxa de desenvolvimento individual.

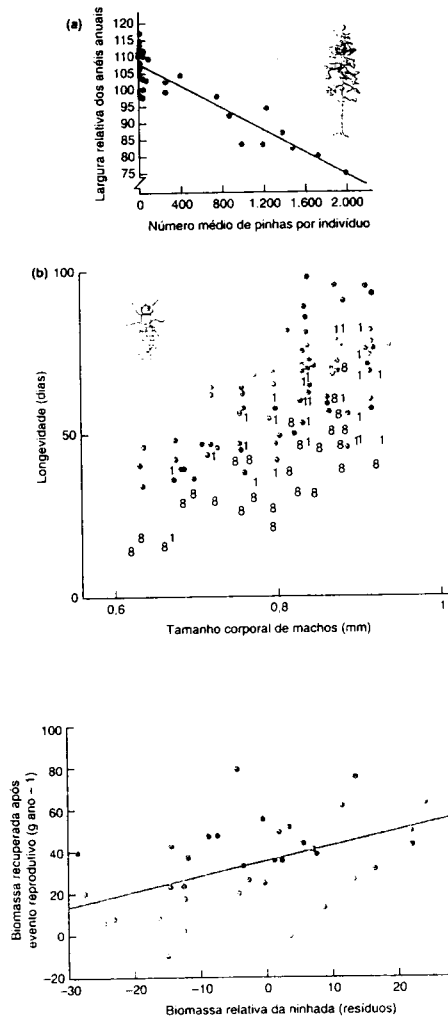



FIGURA 4.19 *Trade-offs* nas histórias de vida. (a) Uma correlação negativa entre o tamanho da pinha e o incremento do crescimento anual para uma população do abeto de Douglas (*Pseudotsuga menziesii*) (segundo Eis *et al*., 1965). (b) A longevidade de machos da mosca-das-frutas (*Drosophila melanogaster*) geralmente aumenta com o tamanho corporal (comprimento do tórax). Contudo, ela diminui em machos acompanhados, por dia, de uma fêmea virgem e sete que já acasalaram (1) em comparação com machos acompanhados de 8 fêmeas já acasaladas (●) – por causa do aumento do comportamento de corte –, reduzindo novamente em machos acompanhados de 8 fêmeas virgens por dia (8) (segundo Partridge e Farquhar, 1981).

FIGURA 4.20 Fêmeas da serpente *Vipera aspis* que produziram ninhadas maiores (biomassa "relativa" da ninhada, porque foi considerada a massa total das fêmeas) também se recuperam mais rapidamente para o próximo evento reprodutivo (não "relativa", porque a biomassa não foi afetada pelo tamanho corporal) ($r = 0{,}43$; $P = 0{,}01$) (segundo Bonnet *et al*., 2002).

Das poucas correlações genéticas examinadas entre tamanho e número de ovos (principalmente em aves domésticas), a maioria tem sido negativa (Lessells, 1991). Essas mesmas relações são observadas em comparações simples entre espécies ou populações (ver Figura 4.23a,b), embora em tais casos seja improvável que indivíduos de espécies ou populações diferentes façam a mesma alocação reprodutiva total. Além disso, esse tipo de *trade-off* é especialmente difícil de observar por meio de manipulação experimental. Para saber a razão disso, precisamos formular o seguinte tipo de pergunta: dada uma determinada espécie vegetal que, digamos, produza 100 sementes, cada uma pesando 10 mg e apresentando uma chance de 5% de sobreviver até a idade reprodutiva, qual deveria ser o tamanho esperado da semente e a sua chance de sobrevivên-

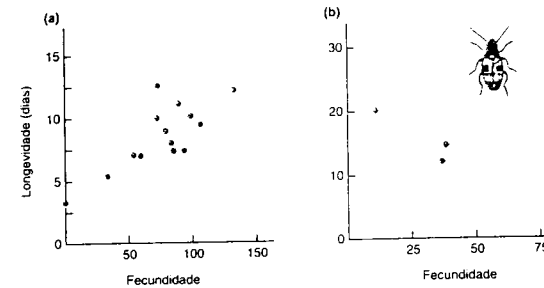



FIGURA 4.21 (a) Correlação fenotípica (positiva) entre longevidade e fecundidade de adultos de uma população não-manipulada de fêmeas do besouro *Callosobruchus maculatus*. (b) *Trade-off* (negativo) entre os mesmos parâmetros, quando o acesso a acasalamentos e/ou a locais de ovoposição foram manipulados. Os pontos representam as médias de quatro tratamentos, com erros-padrão (segundo Lessells, 1991; de K. Wilson, dados não-publicados).

cia, se outra planta, com igual quantidade de recursos, produzisse 80 sementes? É evidente que não seria válido manipular o número de sementes produzidas pela alteração da quantidade de recursos; mesmo se as 20 sementes fossem removidas antes da fase de maturação, a planta não seria capaz de alterar o tamanho das sementes remanescentes, e a sua subseqüente sobrevivência não responderia a pergunta originalmente proposta.

Sinervo (1990), contudo, manipulou o tamanho dos ovos de um lagarto iguanídeo, *Sceloporus occidentalis*, retirando a gema após eles serem produzidos, gerando uma prole mais vigorosa, mas em menor número em comparação com ninhadas não-manipuladas. Essas ninhadas menos numerosas apresentaram taxas mais lentas de deslocamento (Figura 4.23c) – provavelmente um indicativo de uma menor habilidade para evitar predadores e, portanto, um menor *fitness*. Dentro de populações naturais da Califórnia, essa espécie produz ninhadas menores de ovos maiores, comparadas com as de Washington (em média 7 a 8 ovos com uma média de 0,65 g de peso, contra 12 ovos, em média, com peso de 0,4 g; Figura 4.23c). Com o auxílio da manipulação experimental, a comparação entre as duas populações parece refletir um *trade-off* entre número e *fitness* da prole gerada.

4.9 Possibilidades, níveis de *fitness* e uma classificação dos hábitats

Retomaremos uma outra pergunta básica da história de vida: há padrões ligando tipos específicos de história de vida a tipos específicos de hábitats? Para responder a essa pergunta, introduzimos dois outros conceitos, no contexto do custo da reprodução, uma vez que os *trade-offs* associados a ele são os mais importantes – mas os mesmos princípios se aplicam a todo o *trade-off*.

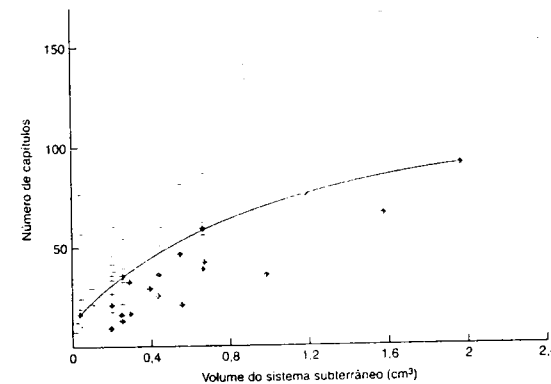



FIGURA 4.22 O custo da reprodução na tasneira, *Senecio jacobaea*. A linha separa as plantas que sobrevivem (◆) daquelas que morrem no final da estação (-). Não há plantas sobreviventes acima e à esquerda da linha. Para um dado tamanho (volume do sistema subterrâneo), só sobrevivem aqueles indivíduos que alocaram menor esforço reprodutivo (número de capítulos), embora plantas maiores sejam capazes de alocar mais e ainda sobreviver (segundo Gilman e Crawley, 1990).

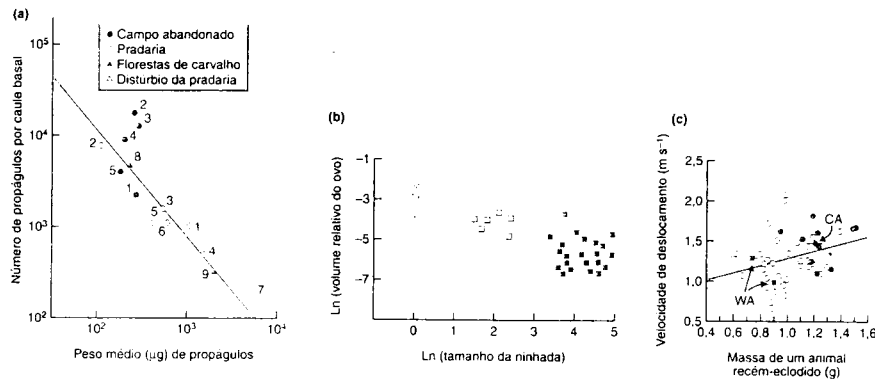



FIGURA 4.23 Evidências de *trade-off* entre o número e o *fitness* da prole produzida durante um evento reprodutivo. (a) Relação negativa entre o número de propágulos por caule de indivíduos da vara-de-ouro, *Solidago*, e o peso dos propágulos produzidos. As espécies são 1 = *S. nemoralis*; 2 = *S. graminifolia*; 3 = *S. canadensis*; 4 = *S. speciosa*; 5 = *S. missouriensis*; 6 = *S. gigantea*; 7 = *S. rigida*; 8 = *S. caesia* e 9 = *S. rugosa*, localizadas em uma variedade de hábitats (segundo Werner e Platt, 1976). (b) Uma correlação negativa entre tamanho e volume de ninhada produzida entre espécies de *Drosophila* do Havaí, desenvolvidas sob condições restritivas de recurso, pólen (×) ou bactérias em folhas caídas (□) ou sob condições de recursos abundantes, porém imprevisíveis – leveduras em frutos apodrecidos, cascas e caules (■) (segundo Montague *et al.*, 1981; Stearns, 1992). (c) A massa e a capacidade de deslocamento da prole produzida pelo lagarto *Sceloporus occidentalis* são menores naqueles provenientes de ovos em que parte da gema foi retirada (○), comparados com a prole não-manipulada (●). As médias para os controles das populações da Califórnia (CA) (maiores, menos numerosas) e de Washington (WA) (menores, mais numerosas) são também indicadas (segundo Sinervo, 1990).

4.9.1 Possibilidades e níveis de *fitness*

Um *conjunto de opções* descreve a gama total de combinações de duas características de história de vida que um organismo é capaz de exibir. Por isso, esse conjunto reflete a capacidade fisiológica do organismo. Para fins ilustrativos, usamos a reprodução atual, m_x, e o crescimento (como um indicador importante da VRR) (Figura 4.24). Portanto, o conjunto de opções descreve, para um determinado nível da reprodução atual, a gama de incrementos no crescimento que o organismo pode alcançar, e, para um determinado incremento no crescimento, a gama de níveis da reprodução atual que o organismo pode alcançar. O limite externo do conjunto de opções representa a curva do *trade-off*. Em qualquer ponto sobre esse limite, o organismo pode somente aumentar m_x, realizando uma redução compensatória no crescimento e vice-versa.

Uma das opções pode ser de tipo convexo (Figura 4.24a), implicando, no presente caso, que um nível de reprodução atual apenas um pouco abaixo do máximo permite, entretanto, uma quantidade considerável de crescimento. Alternativamente, a relação pode ser do tipo côncava (Figura 4.24b), indicando que um substancial crescimento pode somente ser conseguido com um nível de reprodução atual bem abaixo do máximo.

Um *nível de fitness* é, assim, uma linha unindo combinações de m_x e crescimento para a qual o *fitness* (valor reprodutivo) é constante (Figura 4.24c). Portanto, níveis muito além da origem representam combinações com *fitness* maior. Como descrito a seguir, as formas dos níveis de *fitness* não refletem as propriedades intrínsecas do organismo, mas os hábitats em que ele vive.

A combinação de características, entre aquelas disponíveis, que tem o *fitness* mais alto determina a direção da seleção natural. A seleção natural, portanto, favorece o ponto no conjunto de opções (na curva do *trade-off*) que atinge o nível mais alto de *fitness* (indicado pelos asteriscos na Figura 4.24d, e). Uma vez que conjuntos de opções diferentes indicam tipos de organismos distintos e formas diferentes de níveis de *fitness* indicam tipos distintos de hábitat, pode-se utilizar essas informações reunidas para se chegar aos diferentes tipos de histórias de vida.

4.9.2 Hábitats: uma classificação

O hábitat de cada organismo é único. Porém, se for estabelecido um padrão ligando hábitats e histórias de vida, os hábitats devem ser classificados em termos que se aplicam a todos eles. Além disso, eles devem ser descritos e classificados de acordo com o organismo a ser estudado, e não do ponto de vista do pesquisador (se é fragmentado ou homogêneo, adverso ou favorável, por exemplo). Assim, quando dizemos que a forma dos níveis de *fitness* refletem um hábitat do organismo, queremos dizer que eles refletem o efeito do hábitat sobre aquele organismo ou a resposta daquele organismo ao hábitat.

Várias são as propostas de classificação de hábitats (p. ex., Schaffer, 1974; Grime *et al.*, 1988; Silvertown *et al.*, 1993), mas a revisão desse tema está além do escopo deste livro. Em vez disso, classificamos os hábitats focalizando os níveis de *fitness* e, portanto, as maneiras pelas quais reprodução e crescimento estão combinados para determinar o ajuste nos diferentes tipos de hábitat (seguindo Levins, 1968; Sibly e Calow, 1983).

Para indivíduos adultos e já estabelecidos, dois tipos contrastantes de hábitats podem ser reconhecidos:

1. Hábitats com CR altos, nos quais qualquer redução no crescimento que resulta da reprodução atual tem um grande efeito negativo no VRR e, com isso, no *fitness*. Assim, podem ser alcançados *fitness* similares pela combinação de reprodução alta com crescimento baixo ou vice-versa. Os níveis do *fitness*, portanto, se dirigem radialmente com uma inclinação negativa (Figura 4.25a).
2. Hábitats com CR baixos, nos quais o VRR é pouco afetado pelo nível de crescimento atual. O *fitness*, desse modo, é determinado essencialmente pelo nível de reprodução atual, independentemente do nível de crescimento. Os níveis de *fitness*, por isso, são quase verticais (paralelos ao eixo do y, do "crescimento"; Figura 4.25a).

Essa classificação é comparativa. Na prática, um hábitat pode somente ser descrito como "de CR alto" se esta informação for relativa a outro hábitat que é, comparativamente, "de CR baixo". O propósito da classificação é contrastar hábitats.

Além disso, por uma série de razões, um hábitat pode ser de um tipo particular. Os hábitats podem ser de CR relativamente alto por, no mínimo, duas razões.

1. Quando há uma competição intensa entre indivíduos estabelecidos (ver Capítulo 5), em que os melhores competi-

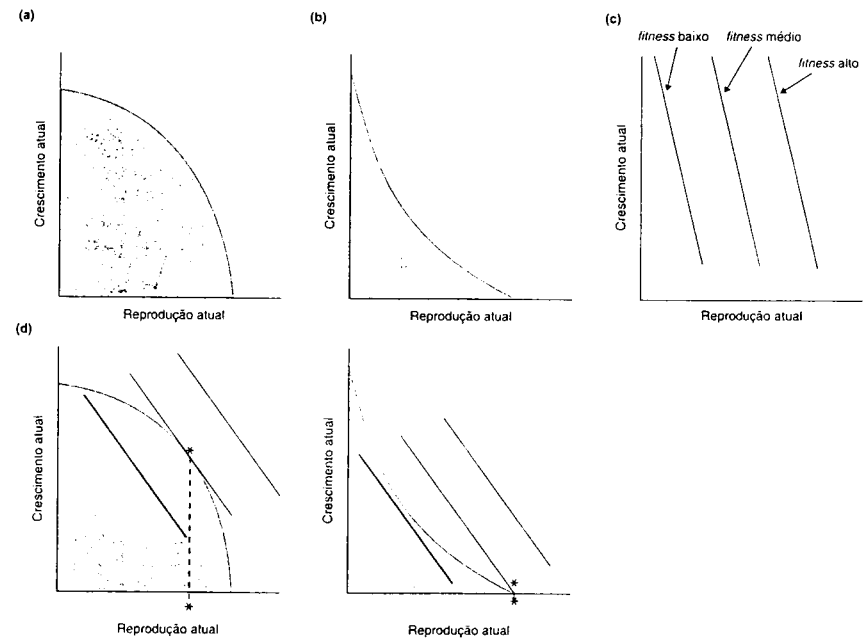



FIGURA 4.24 (a, b) Possibilidades de relações entre reprodução e crescimento que um organismo pode apresentar. Como explicado no texto, o limite externo do conjunto de opções é uma curva do *trade-off*: (a) convexa, (b) côncava. (c) Níveis de *fitness* ligando combinações de reprodução e crescimento atuais que têm um *fitness* igual em um determinado hábitat. Em conseqüência, linhas mais longe da origem apresentam *fitness* maior. (d) Em um conjunto de opções, o ponto com o maior *fitness* é aquele que alcançar o nível mais alto. Esse ponto e o valor (ótimo) da reprodução atual que o origina estão marcados com um asterisco (segundo Sibly & Calow, 1983).

dores sobrevivem e se reproduzem, a reprodução atual pode ser dispendiosa, pois reduz o crescimento e, conseqüentemente, a capacidade competitiva futura, reduzindo o VRR. Machos adultos do cervo vermelho, cujo harém de fêmeas só pode ser mantido pelos melhores competidores, constituem um bom exemplo disso.

2. Quando os adultos menores são mais suscetíveis à mortalidade, por predação ou algum fator abiótico, a reprodução atual pode ser dispendiosa, pois mantém esses adultos nessas vulneráveis classes de tamanho. Por exemplo, mexilhões na zona costeira, pela restrição reprodutiva, crescem mais e superam a predação por cracas e patos-selvagens.

Por outro lado, os hábitats podem ser considerados de CR baixo por, no mínimo, três diferentes razões.

1. A maioria dos fatores de mortalidade pode ser inevitável e indiscriminada, de modo que todo o aumento no tamanho por restrição reprodutiva provavelmente será inútil no futuro. Por exemplo, quando poças temporárias secam, a maioria dos indivíduos morre, independentemente de seu tamanho ou condição.
2. O hábitat pode ser tão benigno e livre de competição que todos os indivíduos estabelecidos apresentam uma alta probabilidade de sobreviver e de ter uma grande capacidade reprodutiva futura, independentemente da reprodução presente. Isso é verdadeiro, pelo menos por um tempo, para os primeiros indivíduos que colonizam um novo ambiente.
3. O hábitat pode ser considerado de CR baixo simplesmente porque existem importantes fontes de mortalidade para os maiores indivíduos. Assim, conter a reprodução atual, o que faz levar a tamanhos corporais maiores, pode gerar uma *baixa* sobrevivência futura. Por exemplo, na Amazônia, determinadas aves predadoras preferem predar os maiores indivíduos de certas espécies de peixes.

uma classificação relacionada de hábitats para prole recém-nascida

Podemos também construir uma classificação de hábitats para a prole recém-nascida. Novamente, há dois tipos contrastantes (Figura 4.25b), assumindo que, para uma determinada alocação reprodutiva, quanto maior o tamanho da prole, menos indivíduos são produzidos.

1. Hábitats que são "sensíveis ao tamanho da prole", em que o valor reprodutivo desta aumenta significativamente com o tamanho (como referido anteriormente, pela competição entre descendentes ou por importantes fontes de mortalidade à qual indivíduos pequenos são mais vulneráveis). Um aumento no tamanho implica em um aumento significativo dos níveis do *fitness*.
2. Hábitats "insensíveis ao tamanho da prole", em que o valor reprodutivo de um indivíduo da prole é pouco afetado pelo seu tamanho (como nos casos anteriores, por causa da mortalidade indiscriminada, dos recursos superabundantes ou porque existem fontes de mortalidade às quais os indivíduos maiores são mais suscetíveis). Um aumento no tamanho não modifica os níveis do *fitness*.

Juntos, os dois pares contrastantes podem ser combinados em quatro tipos de hábitats (Figura 4.25c).

4.10 Época e alocação reprodutiva

4.10.1 Alocação reprodutiva

Se assumirmos que todas as possíveis opções para um organismo são do tipo convexa, então podemos perceber que hábitats

FIGURA 4.25 Classificação demográfica de hábitats. (a) Os hábitats de indivíduos já estabelecidos podem ser de dois tipos: (A) Com CR relativamente alto (os níveis de *fitness* indicam que o valor reprodutivo residual se eleva com o aumento na taxa de crescimento, em decorrência do decréscimo da reprodução atual) ou (B) Com CR relativamente baixo (os níveis de *fitness* refletem o nível de reprodução atual). (b) Os hábitats da prole produzida recentemente podem ser de dois tipos: (C) relativamente sensível ao tamanho corporal da prole ou (D) relativamente insensível ao tamanho da prole. Prole de tamanho corporal maior acarreta a produção de menos indivíduos (para uma dada quantidade de energia requerida para a reprodução). Em (D), por exemplo, o *fitness* reflete o número de prole produzida, não o seu tamanho corporal. (c) Combinação dessas duas classificações, o que torna o hábitat de um organismo, em comparação com outros, de quatro tipos básicos, arbitrariamente referidos como (i) a (iv) na figura.

com CR baixo favoreceriam uma alocação reprodutiva mais alta, enquanto hábitats com CR alto favoreceriam uma alocação reprodutiva mais baixa (Figura 4.26a). Esse padrão pode ser observado em três populações do vegetal dente-de-leão, *Taraxacum officinale*. As populações eram compostas por vários clones distintos que pertenciam a um dos quatro biótipos (A a D). Os hábitats das populações variaram desde bordas de trilhas (onde a mortalidade era indiscriminada – "CR mais baixo") até pastagens antigas, estáveis (hábitat com o máximo de competição – "CR mais alto"); o terceiro local apresentava características intermediárias entre os anteriores. De acordo com o esperado, o biótipo que predominou nas trilhas (A) possuía a maior alocação reprodutiva, enquanto o biótipo que predominou nas pastagens antigas (D) apresentou a menor alocação reprodutiva (Figura 4.26b, c). Os tipos B e C apresentaram características intermediárias quanto às ocupações de locais e alocações reprodutivas.

4.10.2 Idade da maturação sexual

Uma vez que hábitats com CR alto favoreceriam alocações reprodutivas baixas, a maturidade (início da reprodução sexual) seria relativamente retardada, mas ocorreriam tamanhos corporais maiores (ao retardar a maturidade, um organismo está apresentando uma alocação reprodutiva igual a zero). Essas idéias são confirmadas por um estudo com peixes *gupies*, *Poecilia reticulata*, uma pequena espécie existente em Trinidad (Tabela 4.6). Esse mesmo estudo também encontrou os padrões discutidos anteriormente quanto à alocação reprodutiva e à variação do tamanho da prole, discutido na Seção 4.11. Os *guppies* vivem em pequenos riachos, que podem ser divididos em dois tipos distintos. Em um deles, seu predador principal é um peixe ciclídeo, *Crenicichla alta*, que preda principalmente os *guppies* grandes, sexualmente maduros. Em outro riacho, o predador é um peixe anual, *Rivulus hartii*, que prefere predar os *guppies* pequenos, juvenis. Os locais onde ocorre *C. alta* são, portanto, de CR baixo e, como previsto, os *guppies* maturam relativamente mais cedo, em tamanhos menores. Eles também realizam uma alocação reprodutiva maior (colunas à esquerda na Tabela 4.6) (Reznick, 1982). Além disso, quando 200 *guppies* foram trocados de riachos com *C. alta* para riachos com *R. hartii*, vivendo cerca de 11 anos (30 a 60 gerações), não somente os fenótipos se assemelharam àqueles do local original, com CR alto (*R. hartii*), mas também ficou claro que essas diferenças evoluíram e foram herdadas, bem como observadas em condições de laboratório (colunas à direita na Tabela 4.6) (Reznick *et al.*, 1990).

além da classificação de hábitats

O conhecimento da idade à primeira maturação sexual, entretanto, requer que direcionemos nossa atenção para além da simples classificação de hábitats. Por exemplo, a idade mais favorável e o tamanho na maturidade podem ser entendidos como sendo governados por um *trade-off* entre sobrevivência juvenil (pré-maturidade) e o valor reprodutivo na maturidade (ver uma revisão em Stearns, 1992). Adiar a maturidade para tamanhos maiores aumenta o valor reprodutivo na maturidade, porém isto é alcançado a expensas do decréscimo da sobrevivência juvenil, uma vez que esta fase é prolongada quando a maturidade é postergada. Com esse tipo de *trade-off* em mente, podemos tentar responder, por exemplo, como a idade e o tamanho na maturidade podem diferir entre um ambiente "produtivo", com alimento abundante, e um ambiente "improdutivo", em que os indivíduos são pobremente nutridos. Se o aumento da disponibilidade de alimento aumenta a taxa de crescimento (isto é, o tamanho em uma certa idade) e a sobrevivência juvenil (isto é, a probabilidade de alcançar uma certa idade), o conjunto de opções no ambiente produtivo se estenderá além daquele no ambiente improdutivo, a despeito da forma da curva do *trade-off* (Figura 4.27). Dessa forma, os organismos em ambientes mais produtivos maturariam mais cedo e em tamanhos maiores. Isso tem sido observado em *Drosophila melanogaster*: as moscas que crescem a 27°C, com alimento abundante, em densidades moderadas, iniciam a reprodução com 11 dias de vida, pesando 1,0 mg, enquanto as moscas pouco nutridas, em densidades muito altas iniciam a reprodução com 15 dias ou mais, pesando 0,5 mg (Stearns, 1992). Observe que aqui estamos comparando as respostas imediatas dos indivíduos aos seus ambientes, em vez de comparar duas populações ou espécies completamente distintas. Retornaremos a essa questão na Seção 4.13.

4.10.3 Semelparidade

Retornando à comparação de hábitats com CR alto e baixo, está claro que a semelparidade evoluiu mais provavelmente em hábitats com CR baixo (Figura 4.28a). Isso está corroborado por um estudo com duas espécies de *Lobelia* vivendo em Mount Kenya (Figura 4.28b). Tais espécies são plantas herbáceas de vida longa: vivem cerca de 40 a 60 anos até a maturação, na qual a semélpara *L. telekii* morre, enquanto a iterópara *L. keniensis* se reproduz somente a cada 7 a 14 anos. Young (1990) e Young e Augspurger (1991) demonstraram que, em locais mais secos, as probabilidades de sobrevivência dos adultos são menores, e os períodos entre os eventos reprodutivos, maiores, ou seja, hábitats com CR mais baixo. A semelparidade seria favorecida neste tipo de ambiente somente se as plantas semélparas também tivessem uma vantagem reprodutiva pelo desvio de mais recursos à reprodução e menos à sobrevivência futura. De fato, parece haver uma estreita correspondência entre o limite geográfico (entre espécies semélparas e iteróparas) e o limite em que o balanço de vantagem oscila de uma estratégia reprodutiva para outra (Figura 4.28b).

Se não considerarmos que todas as possibilidades de *fitness* podem ser de formato convexo, fica claro que se espera a evolução da semelparidade em organismos nos quais essas possibilidades são côncavas, ou seja, mesmo o aumento dos níveis de reprodução atual tem pouca influência na sobrevivência

FIGURA 4.26 (a) Os conjuntos de opções e níveis de *fitness* (ver Figura 4.25) sugerem que hábitats com CR alto favoreceriam alocações reprodutivas relativamente baixas. (b) Distribuição de quatro biótipos (A a D) do vegetal dente-de-leão, *Taraxacum officinale*, entre três populações sujeitas a níveis de distúrbios baixos, médios e altos (ou seja, hábitats variando desde CR alto até CR baixo). (c) Alocações reprodutivas (ARs) dos biótipos diferentes de locais distintos de origem, mostrando que o biótipo A, que predomina no hábitat com CR relativamente baixo, tem uma AR relativamente alta e assim por diante ([b,c] segundo Solbrig e Simpson, 1974).

TABELA 4.6 Comparação de *guppies* (*Poecilia reticulata*) de locais com CR relativamente baixo e insensíveis ao tamanho da prole (predação por *Crenicichla alta* concentrada em indivíduos adultos e maiores) e de locais com CR relativamente alto e sensíveis ao tamanho da prole (predação por *Rivulus hartii* concentrada em indivíduos juvenis, pequenos). No primeiro caso, os peixes (masculinos e femininos) maturam mais cedo e com menor tamanho, apresentando uma maior alocação reprodutiva (intervalos mais curtos entre um período reprodutivo e outro, com taxa de esforço reprodutivo mais alta), produzindo uma prole mais numerosa e de menor tamanho. Isso é observado para populações naturais de locais contrastantes (colunas da esquerda) e na comparação de uma população introduzida em local contendo *R. hartii* com seu controle não-manipulado (colunas da direita) (segundo Reznick *et al.*, 1982, 1990).

	Reznick *(1982)*			Reznick *et al. (1990)*		
	Crenicichla		*Rivulus*	*Controle (Crenicichla)*		Introduzidos *(Rivulus)*
Idade de machos na primeira maturação sexual (dias)	51,8	$P < 0,01$	58,8	48,5	$P < 0,01$	58,2
Tamanho de machos na primeira maturação sexual (mg)	87,7	$P < 0,01$	99,7	67,5	$P < 0,01$	76,1
Idade de fêmeas na primeira reprodução (dias)	71,5	$P < 0,01$	81,9	85,7	$P < 0,05$	92,3
Tamanho de fêmeas na primeira reprodução (mg)	218	$P < 0,01$	270	161,5	$P < 0,01$	185,6
Tamanho da prole 1	5,2	$P < 0,01$	3,2	4,5	$P < 0,05$	3,3
Tamanho da prole 2	10,9	NS	10,2	8,1	NS	7,5
Tamanho da prole 3	16,1	NS	16	11,4	NS	11,5
Peso da prole 1 (mg de peso seco)	0,84	$P < 0,01$	0,99	0,87	$P < 0,1$	0,95
Peso da prole 2	0,95	$P < 0,05$	1,05	0,9	$P < 0,05$	1,02
Peso da prole 3	1,03	$P < 0,01$	1,17	1,1	NS	1,17
Intervalo entre eventos reprodutivos (dias)	22,8	NS	25	24,5	NS	25,2
Esforço reprodutivo (%)	25,1	$P < 0,05$	19,2	22	NS	18,5

NS = diferença não-significativa.

futura (ver Figura 4.24). Essa é uma provável explicação para o fato de muitas espécies de salmão exibirem a semelparidade suicida. A reprodução de tais espécies demanda um esforço tão grande e perigoso quando percorrem os rios contra a correnteza, desde o mar até as nascentes, que esses riscos estão associados com a reprodução e são independentes da magnitude da alocação reprodutiva dos indivíduos.

4.11 O tamanho e o número da prole

De acordo com a classificação vista na Seção 4.9, a divisão de uma dada alocação reprodutiva entre a produção de uma prole menos numerosa e de tamanho corporal maior é esperada em hábitats relativamente sensíveis ao tamanho da prole. A comprovação disso é observada nos experimentos com gupis descritos anteriormente (ver Tabela 4.6): o tamanho da prole foi maior onde a predação estava mais concentrada nos juvenis menores; e também pelos exemplos dados na Figura 4.23, em que o tamanho da prole também foi maior em hábitats onde a competição foi geralmente mais intensa – vara-de-ouro (*Solidago*), nas pradarias (em oposição a hábitats mais temporários de campos abandonados) e *Drosophila*, em pólen (em oposição a uma rica e imprevisível fonte de levedura).

FIGURA 4.27 Idade e tamanho na maturidade sexual em ambientes produtivos e improdutivos. Quando o valor reprodutivo na maturidade é comparado com a sobrevivência juvenil, uma curva de *trade-off* nos limites encontrados para os ambientes produtivos vai além dos ambientes improdutivos, e é prevista uma maturidade mais precoce em tamanhos corporais maiores.

4.11.1 O número da prole: tamanho da ninhada

O *trade-off* entre número e o *fitness* da prole não pode ser visto de modo isolado. Em vez disso, se o combinarmos com o CR, podemos retornar aos tipos de histórias de vida e perguntar: como um tamanho particular de prole ou semente produzida é favorecido?

Lack (1947b) demonstrou o *trade-off* entre número e *fitness* da prole e propôs que a seleção natural favoreceria não o tamanho maior, mas antes um ajuste, que contrabalançasse o número máximo produzido em relação à sua subseqüente sobrevivência. Isso passou a ser conhecido como o "tamanho da prole de Lack" (Figura 4.29a). Grandes esforços têm sido realizados para testar a validade dessa proposta, em especial com aves e em menor extensão com insetos, com experimentos de adição ou remoção de descendentes, determinando qual tamanho da prole torna-se o mais produtivo, comparando com condições normais. Muitos destes estudos sugeriram que a proposta de Lack estava errada: o tamanho da prole mais comumente observado "naturalmente" não é o mais produtivo. Os experimentos de aumento no tamanho da pro-

FIGURA 4.28 (a) Hábitats com CR relativamente baixo (níveis de *fitness* próximos à linha vertical) são mais comuns em situações de semelparidade (máxima alocação reprodutiva: nada a manter para situações futuras). VRR = valor reprodutivo residual. (b) Para *Lobelia* spp., em Mount Kenya, os hábitats apresentam CR mais baixo à medida que o intervalo entre as florações aumenta (valores menores no eixo y) e a sobrevivência média nas idades iniciais adultas decresce. Uma vez que a espécie semélpara *L. telekii* apresenta cerca de quatro vezes mais o peso da semente do que a espécie iterópara *L. keniensis*, os hábitats podem ser prognosticados a favor da semelparidade (embaixo e à esquerda na figura) ou da iteroparidade (acima e à direita na figura), com uma zona de indeterminação entre os dois prognósticos. Três populações de *L. keniensis*, como previsto no modelo, apresentam características tanto para iteroparidade quanto indeterminadas quando são encontradas fora da sua zona habitual de distribuição (segundo Young, 1990; Stearns, 1992).

le, em particular, muitas vezes levam a aumentos aparentes na produtividade (Godfray, 1987; Lessells, 1991; Stearns, 1992). Não obstante, como é muitas vezes o caso, a proposta de Lack, mesmo incorreta em muitos detalhes, foi muito importante na direção do entendimento do tamanho da prole. Muitas razões são conhecidas para a falta de ajuste, e duas são particularmente importantes.

Primeiro, muitos estudos têm realizado uma avaliação inadequada do *fitness* dos indivíduos descendentes. Não é suficiente adicionar dois ovos a uma ninhada que normalmente possui quatro e observar que os seis indivíduos sejam chocados, emerjam do ovo, emplumem e saiam do ninho. Como sobreviverão ao próximo inverno? Quantos descendentes eles produzirão? Por exemplo, em um estudo de longa duração, com o chapim-real (*Parus major*), perto de Oxford, Reino Unido, enquanto ninhos "adicionais" foram imediatamente mais produtivos (10, 96) do que os ninhos-controle (8, 68), que foram mais produtivos do que os ninhos em situação de remoção (5, 68), o recrutamento (isto é, a sobrevivência da prole até as idades adultas) foi maior nas ninhadas não-manipuladas (Figura 4.29b).

Segundo, talvez a falha mais importante na proposta de Lack é que ela não leva em consideração o CR. A seleção natural favorecerá um padrão de ciclo de vida que apresentar o maior ganho no *fitness*. Uma ninhada grande e aparentemente produtiva pode produzir também um alto custo em termos de VRR. O tamanho da prole favorecido, então, será menor do que parece ser o mais produtivo em tempo curto (Figura 4.29c). Poucos estudos têm sido suficientemente detalhados para permitir que o CR seja levado em consideração na avaliação de um tamanho de prole ótimo. Em um estudo, fêmeas do roedor *Clethrionomys glareolus* foram tratadas com hormônios (gonadotropina), para induzi-las a aumentar a alocação reprodutiva (Oksanen *et al.*, 2002). As fêmeas tratadas produziram mais filhotes, mas não houve diferenças significativas na sobrevivência desta prole em relação à produzida por fêmeas não-tratadas. Entretanto, as fêmeas tratadas também pagaram um custo alto pelo aumento de seus esforços reprodutivos: mortalidade maior no período de amamentação, decréscimo no ganho de massa corporal e uma redução na probabilidade de produzir uma ninhada subseqüente. Outro estudo, realizado com o falcão europeu, será discutido a seguir (ver Seção 4.13).

4.12 Seleção *r* e *K*

Algumas das previsões discutidas nas seções anteriores podem ser reunidas em um esquema que tem sido particularmente influente na busca pelos padrões nas histórias de vida. Este é o conceito da seleção *r* e *K*, originalmente proposto por MacArthur e Wilson (1967; MacArthur, 1962) e elaborado por Pianka (1970) (ver também Boyce, 1984). A letra *r* refere-se à taxa intrínseca de aumento natural (vista anteriormente) e indica

FIGURA 4.29 (a) "Tamanho da prole de Lack". Se o *fitness* de cada indivíduo pertencente à prole decresce à medida que o tamanho da prole total aumenta, então o *fitness* total de uma prole (produto do número e *fitness* individual) deve ser maximizado em níveis intermediários de tamanho de prole ("Lack"). (b) Número médio observado de juvenis recrutados por ninho (± erro-padrão), em relação às manipulações experimentais (adição ou remoção da prole) no chapim-real. A curva é a polinomial RECRUTAMENTO – MANIPULAÇÃO EXPERIMENTAL + (MANIPULAÇÃO EXPERIMENTAL)² (segundo Pettifor *et al.*, 2001). (c) Contudo, se houver também um certo CR, então o tamanho "ótimo" da ninhada é aquele que oferece um maior *fitness* líquido, isto é, em que a distância entre a linha do custo e a curva do "benefício" (para o total da ninhada) é maior (segundo Charnov e Krebs, 1974).

que indivíduos *r*-estrategistas têm sido favorecidos pela sua capacidade de se reproduzir rapidamente (ou seja, tem um valor elevado de *r*). A letra *K*, ainda não apresentada, será discutida apropriadamente no próximo capítulo, sobre competição intra-específica. Porém, por ora, é preciso indicar apenas que ela se refere ao tamanho ("capacidade de suporte") de uma população adensada, limitado pela competição. Assim, os indivíduos *K*-estrategistas têm sido favorecidos pela sua capacidade de fornecer uma contribuição significativa à população que se mantém próxima à capacidade de suporte. O conceito, portanto, está baseado na existência de dois tipos contrastantes de hábitats: *r*-seletivos e *K*-seletivos. Ele se desenvolveu originalmente (MacArthur & Wilson, 1967) da comparação entre espécies que colonizam com rapidez ilhas relativamente "vazias" (espécies *r*) e espécies que conseguem se manter estáveis nessas ilhas após a chegada de muitos colonizadores (espécies *K*). Depois, o conceito foi aplicado de maneira muito mais geral. Como todas as generalizações, essa dicotomia não passa de uma supersimplificação – a despeito de ter sido muito produtiva.

Uma população *K*-estrategista vive em um hábitat relativamente constante. Como conseqüência, é estabelecida uma população de tamanho adensado e mais ou menos constante. Há uma intensa competição entre os adultos, sendo o resultado desta competição um forte determinante de suas taxas de sobrevivência e fecundidade. Os jovens também precisam competir para sobreviver nesse ambiente adensado, e há poucas oportunidades para eles tornarem-se estabelecidos como adultos reprodutivos. Em suma, a população vive em um hábitat que, por causa da competição intensa, é de CR alto e sensível ao tamanho da prole.

As características previstas dos indivíduos *K*-estrategistas são, portanto, tamanho corporal maior, reprodução tardia, iteroparidade (reprodução mais longa), alocação reprodutiva mais baixa e prole de tamanho maior (e, assim, menos numerosa). Os indivíduos investirão, em geral, em atributos que aumentem a sobrevivência (em oposição à reprodução); porém, na prática, muitos deles terão vida mais curta (devido à intensa competição).

Em contraposição, uma população *r-estrategista* vive em um hábitat imprevisível no tempo ou de curta duração. A população, assim, experimentará períodos favoráveis de rápido crescimento, livre de competição (p. ex., quando um local está sendo colonizado). Esses períodos, porém, são interrompidos por períodos desfavoráveis, com inevitável mortalidade (p. ex., quando um local efêmero tem sido muito explorado ou mesmo quando desaparece). As taxas de mortalidade de adultos e de jovens são, por isso, altamente variáveis e imprevisíveis e, com freqüência, independentes da densidade da população, do tamanho ou da condição dos indivíduos envolvidos. Em resumo, o hábitat é de CR baixo e insensível ao tamanho da prole.

Portanto, as características previstas dos indivíduos *r*-estrategistas são tamanho corporal menor, maturidade precoce, certo grau de semelparidade, alocação reprodutiva maior e descendentes de tamanho menor (e, assim, em maior número). Os indivíduos investirão pouco na sobrevivência, mas a sobrevida efetiva variará consideravelmente, dependendo do ambiente (imprevisível) no qual eles se encontrarem.

O esquema *r*/*K* é, assim, um caso especial de classificação de hábitats (Figura 4.25c). Observe que, primeiro, os hábitats dos adultos e da prole não necessitam estar relacionados conforme postula o esquema *r*/*K* e, segundo, que as características de história de vida associadas ao esquema podem surgir por várias outras razões, além do seu escopo (p. ex., predação dos indivíduos menores em oposição à competição intensa entre os adultos).

4.12.1 Evidências do conceito *r*/*K*

O conceito *r*/*K* pode certamente ser útil para descrever algumas das diferenças gerais entre táxons. Por exemplo, entre plantas é possível descrever um número muito amplo de relações gerais (Figura 4.30). As árvores de uma floresta são bons exemplos de espécies *K*-seletivas, encontradas em ambientes relativamente constantes e previsíveis. A maioria das espécies exibe ciclo de vida longo, maturidade tardia, sementes grandes, alocação reprodutiva baixa, tamanho corporal grande e alta freqüência de espécies iteróparas. De maneira contrária, em hábitats mais perturbados, abertos, *r*-seletivos, as plantas tenderão a mostrar características mais *r*-estrategistas.

Há também muitos casos nos quais as populações de uma espécie ou de espécies relacionadas têm sido comparadas, e a correspondência com o esquema *r*/*K* tem sido favorável. Por exemplo, isso é verdadeiro para um estudo com populações de *Typha* (taboa) (Tabela 4.7). Indivíduos de espécies meridionais, *T. domingensis*, e espécies mais setentrionais, *T. angustifolia*, foram coletados no Texas e em Dakota do Norte, respectivamente, e foram cultivados juntos, sob as mesmas condições. Além disso, foram quantificados certos aspectos dos hábitats, com longos e curtos períodos de crescimento, respectivamente. É possível observar, na Tabela 4.7, que a primeira espécie apresentou-se como *K*-estrategista, e a segunda, como *r-estrategista*. Também é claro que as espécies que estão presentes nesses hábitats se ajustam ao modelo *r*/*K*. *Typha angustifolia* (que possui uma curta estação de crescimento) amadurece mais cedo (característica 1), é menor (características 2 e 3), faz uma alocação reprodutiva maior (características 3 e 6) e produz prole mais numerosa e com indivíduos de menor tamanho (caracteres 4 e 5), se comparada a *T. domingensis* (longo período de crescimento).

Há, então, exemplos que se ajustam ao esquema *r*/*K*. Stearns (1977), entretanto, em uma revisão extensiva dos dados disponíveis até então, verificou que, de 35 estudos analisados, 18 se ajustavam ao esquema e 17, não. Podemos considerar isto uma crítica ao modelo, uma vez que esse resultado demonstra que o seu poder explicativo é limitado. Por outro lado, uma taxa de 50% de sucesso é até certo ponto surpreendente

FIGURA 4.30 De maneira geral, as plantas exibem alguma conformidade com o esquema *r/K*. Por exemplo, árvores em hábitats florestais relativamente *K*-seletivos (a) têm uma probabilidade relativamente alta de serem iteróparas e uma alocação reprodutiva relativamente pequena; (b) têm sementes relativamente grandes; e (c) são relativamente longevas, iniciando mais tardiamente o processo reprodutivo (segundo Harper, 1977; seguindo Salisbury, 1942; Ogden, 1968; Harper e White, 1974).

dado o número de fatores adicionais já descritos (ou para serem descritos) que favorecem nosso entendimento dos padrões das histórias de vida. Portanto, é igualmente possível considerar como satisfatório que um simples conceito pode ajudar a entender uma grande multiplicidade de histórias de vida. Não se pode dizer, contudo, que o conceito *r/K* explica toda a história.

4.13 Plasticidade fenotípica

Uma história de vida não é uma propriedade fixa que um organismo exibe, sem levar em conta as condições ambientais prevalentes. Uma história de vida observada é o resultado de forças evolutivas de longo prazo, mas também de respostas mais imediatas de um organismo ao ambiente no qual ele está vivendo. Essa capacidade de um único genótipo de se expressar de diferentes modos dependendo do ambiente é conhecida como plasticidade fenotípica.

Uma das questões mais importantes que precisamos abordar em relação à plasticidade fenotípica é a extensão em que ela representa a resposta pela qual um organismo aloca recursos diferentemente em ambientes diversos, para maximizar seu *fitness* em cada ocasião. A alternativa seria que a resposta representa um grau de dano inevitável ou incontrolado ou interrupção do desenvolvimento pelo ambiente (Lessells, 1991). Observe, em especial, que, se a plasticidade fenotípica é governada pela seleção natural, então é válido buscar padrões ligando diferentes ambientes e as diferentes respostas dadas por um indivíduo, assim como procurar padrões ligando os hábitats com as histórias de vida de indivíduos geneticamente distintos.

TABELA 4.7 Características da história de vida de duas espécies de *Typha* (taboa), juntamente com propriedades dos hábitats em que elas crescem. "$s^2/\bar{x}$" refere-se à razão variância:média, uma medida de variabilidade. As plantas se ajustam ao esquema *r/K* (segundo McNaughton, 1975).

		Estação de crescimento	
Características do hábitat	*Variáveis*	*Curta*	*Longa*
Variabilidade climática	$s^2/\bar{x}$ de dias livres de gelo por ano	3,05	1,56
Competição	Biomassa acima do solo (g/m^{-2})	404	1.336
Recolonização anual	Mortalidade dos rizomas no inverno (%)	74	5
Variação anual na densidade	$s^2/\bar{x}$ de números de partes aéreas por m^{-2}	2,75	1,51
Características da planta		*T. angustifolia*	*T. domingensis*
Dias anteriores à floração		44	70
Altura média da folhagem (cm)		162	186
Peso médio do geneta (g)		12,64	14,34
Numero médio de frutos por geneta		41	8
Peso médio dos frutos (g)		11,8	21,4
Peso médio total dos frutos (g)		483	171

Em alguns casos, ao menos, a conveniência de uma resposta plástica parece clara. Por exemplo, falcões europeus (aves predadoras) na Holanda variam quanto à qualidade do seu território, ao tamanho da ninhada e ao período de postura (Daan *et al.*, 1990). Essas diferenças parecem não ser geneticamente determinadas, mas são um exemplo de plasticidade fenotípica. Será que cada combinação de tamanho da ninhada e período de postura representa o ótimo no seu próprio território?

A combinação ótima, como de costume, é aquela com valor reprodutivo total mais alto – a reprodução atual mais o VRR parental. O valor da última ninhada claramente aumenta com o tamanho, e o valor de cada ovo produzido também varia com a data da postura. E o VRR? Este declina com o aumento do "esforço parental" (ou seja, o número de horas por dia que os pais dedicam à caça para alimentar os filhotes), o qual decresce com o aumento na "qualidade" do território: o número de presas capturadas por hora. Dessa forma, o VRR é menor (i) com ninhadas maiores; (ii) em momentos menos produtivos no ano; (iii) em territórios de qualidade mais baixa. Com esse princípio, o valor reprodutivo total de cada combinação entre tamanho e data de postura em cada território pode ser computado e a combinação ótima, prevista (Figura 4.31a).

Esses resultados (atuais e previstos) podem ser comparados entre territórios de diferentes qualidades (Figura 4.31b). A correspondência é muito grande. Cada indivíduo aparentemente está muito próximo do ótimo, como resposta ao ambiente (território) no qual se encontra.

4.14 Restrições filogenéticas e alométricas

As histórias de vida que a seleção natural favorece (e as que observamos) não são selecionadas de uma gama infinita de possibilidades, mas restritas à filogenia ou posição taxonômica que o organismo ocupa. Por exemplo, em toda a Ordem Procellariformes (albatrozes, petréis e outros), o tamanho da ninhada é de apenas um filhote e as aves estão "preparadas" morfologicamente para terem apenas um único filhote em cada estação reprodutiva (Ashmole, 1971). Uma ave pode produzir uma ninhada maior, mas ela está limitada, a menos que houvesse mudanças concomitantes em todos os processos do desenvolvimento do evento reprodutivo. Os albatrozes, portanto,

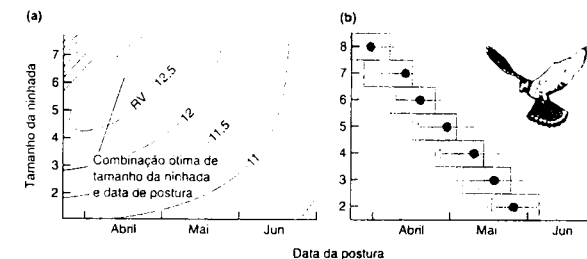



FIGURA 4.31 Plasticidade fenotípica na combinação do tamanho da ninhada e da data de postura no falcão europeu, *Falco tinnunculus*, na Holanda. (a) O esperado dentro dos territórios (com alta qualidade), com uma combinação ótima, é o maior valor reprodutivo total (para o cálculo, ver o texto). (b) Combinações previstas (retângulos) e observadas (pontos com desvios-padrão) para territórios que variam na qualidade, desde alta (esquerda) até baixa (direita) (segundo Daan *et al.*, 1990; Lessells, 1991).

são prisioneiros do seu passado evolutivo, como são todos os demais organismos. Suas histórias de vida podem evoluir somente para um número limitado de opções, e os organismos estão, por isso, confinados a uma gama limitada de hábitats.

Por causa dessas restrições "filogenéticas", as comparações entre as histórias de vida devem ser feitas com cautela. Os albatrozes, como grupo, podem ser comparados com outros tipos de aves, quando se quer encontrar uma relação entre esse tipo de história de vida e o hábitat "típico" no qual ele é encontrado. As histórias de vida e os tipos de hábitats de duas espécies de albatrozes podem ser razoavelmente comparados. Porém, a comparação dos albatrozes com outra espécie de ave muito distante evolutivamente deve ser feita com muito cuidado, para distinguir as diferenças atribuíveis ao hábitat daquelas atribuíveis a restrições filogenéticas.

4.14.1 Efeitos do tamanho e alometria

Um elemento importante da restrição filogenética é o tamanho corporal. Na Figura 4.32a, é apresentada a relação entre tempo de maturidade e tamanho (em peso) de uma ampla gama de organismos, desde vírus até baleias. Observe que determinados grupos estão "confinados" a certas faixas de tamanho. Por exemplo, os organismos unicelulares não podem exceder um certo limite de tamanho por causa da sua dependência do princípio de difusão para a transferência de oxigênio da superfície da membrana para dentro da célula. Os insetos não podem exceder um determinado tamanho por causa da dependência da respiração traqueal para a troca de gases do exterior para o interior do seu corpo. Os mamíferos, por serem endotérmicos, podem apresentar um tamanho maior, uma vez que os de tamanho menor apresentam uma grande superfície corporal, dissipando mais rapidamente o calor do que o animal poderia produzir, etc.

O segundo ponto a observar é que o tempo de maturação e o tamanho apresentam uma forte correlação positiva. De fato, como a Figura 4.32a-c ilustra, o tamanho corporal está fortemente correlacionado com muitos dos componentes da história de vida. Uma vez que o tamanho também está restrito à posição filogenética, esses outros componentes da história de vida estarão da mesma forma limitados.

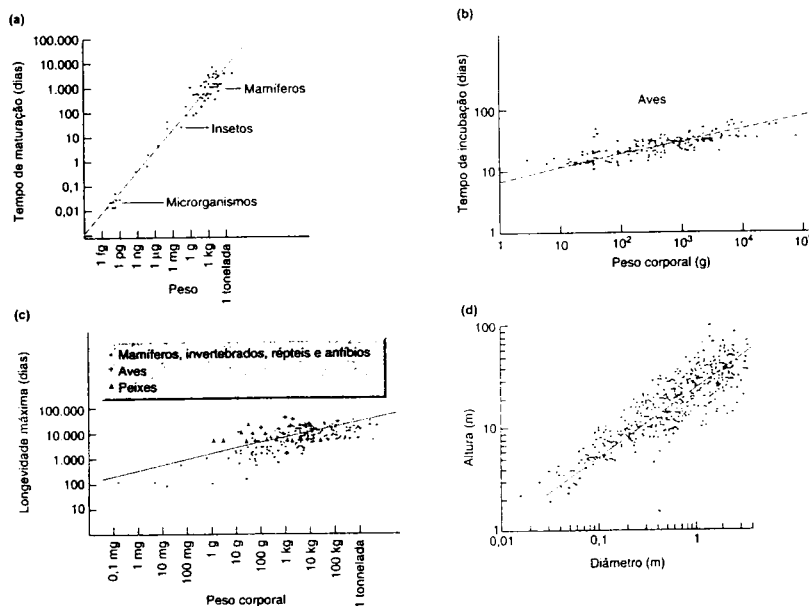



FIGURA 4.32 Relações alométricas, todas plotadas em escala logarítmica. (a) Tempo de maturação em função do peso corporal para uma ampla gama de animais. (b) Tempo de incubação em função do peso corporal materno em aves. (c) Longevidade máxima em função do peso corporal dos adultos para uma ampla gama de espécies animais (segundo Blueweiss *et al.*, 1978). (d) Relação alométrica entre altura e diâmetro do tronco (a 1,525 m do solo) para 576 indivíduos de diferentes espécies arbóreas americanas (segundo McMahon, 1973).

definição de alometria

Uma relação alométrica (ver Gould, 1966) ocorre quando uma propriedade física ou fisiológica de um organismo se altera em relação ao seu tamanho. Por exemplo, na Figura 4.33a, um aumento no tamanho (no exemplo, volume), entre espécies de salamandras, leva a um decréscimo na *proporção* do volume que é alocado para uma ninhada. Da mesma forma, na Figura 4.32b, um aumento no peso entre espécies de aves está associado com um decréscimo no tempo dedicado a chocar os ovos, *por unidade de peso corporal*. Tais relações alométricas podem ser ontogenéticas (mudanças ocorridas durante o desenvolvimento do organismo) ou filogenéticas (mudanças que são evidentes quando são comparados táxons relacionados de diferentes tamanhos), sendo esta última a mais importante no estudo das histórias de vida (Figuras 4.32 e 4.33).

Por que ocorrem relações alométricas? Resumidamente, se organismos similares que diferem no tamanho conservassem uma similaridade geométrica (ou seja, se eles fossem *isométricos*), então, todas as áreas de superfícies aumentariam com o quadrado do comprimento, enquanto todos os volumes e pesos aumentariam com o cubo deste. Um aumento no tamanho deveria então levar a decréscimos nas razões comprimento:área, comprimento:volume e, mais importante, área:volume. Quase todas as funções corporais dependem da eficiência de uma dessas razões (ou estão relacionadas a uma delas). Uma mudança no tamanho entre organismos isométricos levaria, portanto, a uma mudança na eficiência.

por que ocorrem relações alométricas?

Por exemplo, a transferência de calor, água ou nutrientes, dentro de um organismo ou mesmo entre o organismo e seu ambiente, acontece ao longo de uma superfície, que possui uma área. A quantidade de calor produzido ou água requerida, contudo, depende do volume do órgão ou organismo envolvido. Conseqüentemente, mudanças nas razões área:volume resultantes de mudanças no tamanho levam a alterações na eficiência da transferência por unidade de volume. Assim, se a eficiência for mantida, isso deve ocorrer por alterações alométricas. As exatas inclinações alométricas variam de sistema para sistema e de táxon para táxon (para continuar a discussão, ver Gould, 1966; Schmidt-Nielsen, 1984; e, em um contexto mais ecológico, Peters, 1983). Qual é, então, o significado da alometria para o estudo das histórias de vida?

A abordagem usual ao estudo ecológico das histórias de vida tem sido comparar os parâmetros constituintes de duas ou mais populações (ou espécies ou grupos) e buscar entender as diferenças entre eles, à luz dos ambientes que ocupam. Deve-se deixar claro, contudo, que os táxons podem também diferir devido à posição que ocupam em uma mesma relação alométrica, ou porque geralmente também estão sujeitos a restrições filogenéticas. É importante, por isso, desmembrar as diferenças "ecológicas" das alométricas e filogenéticas (ver Harvey e Pagel, 1991; Harvey, 1996; e também um resumo em Stearns, 1992), mas não porque aquelas são ditas "adaptativas" enquanto as demais não o são. De fato, temos visto, por exemplo, que as relações alométricas conseguem comparar (nivelar) os organismos de diferentes tamanhos aos seus respectivos ambientes. Essa é uma questão que aborda respostas evolutivas das espécies aos seus hábitats, com suas restrições, conforme elas evoluem.

comparando salamandras: por que as alometrias são ignoradas

Essas idéias estão ilustradas na Figura 4.33a, que mostra a relação alométrica entre volume da ninhada e volume do tamanho corporal para salamandras. A Figura 4.33b mostra a mesma relação em linhas gerais; porém sobrepostas a ela estão

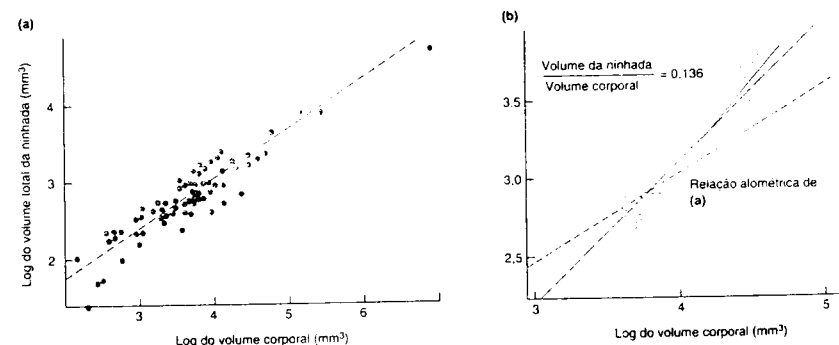



FIGURA 4.33 Relações alométricas entre volume total da ninhada e volume corporal de salamandras fêmeas. (a) Relação global para 74 espécies, usando um valor médio por espécie ($P < 0,01$). (b) Relação dentro de uma população de *Ambystoma tigrinum* ( ) ($P < 0,01$) e dentro de uma de *A. opacum* ( ) ($P < 0,05$). A relação alométrica de (a) é mostrada como uma linha tracejada: *A. opacum* se ajusta a ela; *A. tigrinum*, não. Contudo, ambas as espécies se ajustam a uma linha isométrica na qual o volume da ninhada corresponde a 13,6% do volume corporal (— — —) (segundo Kaplan e Salthe, 1979)

as relações alométricas dentro de duas populações de espécies diferentes de salamandras, *Ambystoma tigrinum* e *A. opacum* (Kaplan e Salthe, 1979). Se as médias para cada espécie são comparadas, sem referência à alometria geral, as espécies são vistas como tendo a mesma razão de volume da ninhada:volume corporal (0,136). Isso parece sugerir que as histórias de vida dessas espécies não diferem e, portanto, não haveria nada "a explicar" – ou que qualquer sugestão a ser dada estaria errada. *A. opacum* se ajusta perfeitamente à relação geral para as salamandras. *A. tigrinum*, por outro lado, possui um volume de ninhada que é quase duas vezes maior do que deveria ser esperado pela relação. Dentro das limitações alométricas de ser uma salamandra, *A. tigrinum* está fazendo uma alocação reprodutiva muito maior do que *A. opacum*; seria razoável para um ecólogo observar os hábitats dessas espécies e tentar entender o motivo disso.

Em outras palavras, é razoável comparar táxons de um ponto de vista "ecológico", contanto que a relação alométrica envolvida, em níveis taxonômicos mais amplos, seja conhecida (Clutton-Brock e Harvey, 1979). São os desvios a essas relações que formam a base das comparações. Os problemas surgem, entretanto, quando as relações alométricas são desconhecidas (ou ignoradas). Sem a alometria geral fornecida na Figura 4.33a, as duas espécies seriam reconhecidas como similares, quando de fato são diferentes. De maneira oposta, duas outras espécies podem ser consideradas diferentes, quando de fato elas se ajustam a uma mesma relação alométrica. Esquecer as comparações quanto à alometria é claramente perigoso, porém, infelizmente, isso ocorre com freqüência. No geral, as comparações entre as histórias de vida têm sido realizadas para explicar as diferenças em termos de diferenças nos hábitats. Como as seções anteriores mostraram, freqüentemente essas tentativas têm sido exitosas. Porém, as que falharam e que não buscaram analisar as relações alométricas, falharam muito provavelmente por esta razão.

4.14.2 Efeitos da filogenia

A abordagem usada com as salamandras, de comparar espécies (ou grupos) em termos de seus desvios de uma relação alométrica que as une, tem sido utilizada com sucesso para várias taxocenoses. Pela remoção dos efeitos do tamanho, a abordagem busca o efeito da filogenia sem influência daquele. Por exemplo, a Figura 4.34 mostra, para várias espécies de mamíferos, que a idade "relativa" à primeira reprodução aumenta de acordo com o aumento da expectativa de vida "relativa" (ou seja, para um valor esperado de acordo com um ajuste alométrico). Isso mostra uma poderosa relação entre esses dois parâmetros da história de vida, uma vez removidos os efeitos do tamanho, além de revelar similaridades entre espécies de diferentes tamanhos: elefantes e lontras do mar, roedores e javalis.

Uma impressão adicional da força da influência da filogenia pode ser obtida de análises como a que é mostrada na Tabela 4.8 (Read e Harvey, 1989). Uma análise de variância hierárquica tem sido aplicada à variação de sete características de história de vida entre um grande número de espécies de mamíferos. Isso tem levado à determinação do percentual da variância total atribuível a (i) diferenças entre espécies de um mesmo gênero; (ii) diferenças entre gêneros de uma mesma família, etc. As espécies variam muito pouco dentro de um mesmo gênero; os gêneros variam pouco dentro das famílias. A maioria da variância, para todas as características, é observada entre as ordens, usando a Classe Mammalia como um todo. Isso enfatiza que, com uma simples comparação entre duas espécies de ordens diferentes, estamos, em essência, comparando as ordens (com prováveis divergências evolutivas de alguns milhões de anos). Contudo, comparar as espécies de mesmo gênero não é apenas analisar superficialmente o caso. Mesmo quando duas espécies são muito similares em suas histórias e hábitats, se uma possuir uma maior alocação reprodutiva e viver em um hábitat de CR mais baixo, isso nos possibilita construir um padrão que reúna as duas.

FIGURA 4.34 Após o efeito do tamanho ter sido removido, a idade à primeira reprodução aumenta com a expectativa de vida ao nascer, para 24 espécies de mamíferos. A questão "relativa" se refere ao desvio da relação alométrica que liga o caráter em questão ao tamanho do organismo (segundo Harvey e Zammuto, 1985).

TABELA 4.8 Quando análises de variância hierárquicas são realizadas em conjunto de dados muitos caracteres de histórias de vida de um grande número de espécies de mamíferos, o porcentual de variância é maior em níveis taxonômicos mais elevados (ordens dentro da classe) e menor em nível mais baixo (espécies dentro do gênero) (segundo Read e Harvey, 1989).

Carater	*Espécies dentro de um mesmo gênero*	*Gêneros dentro de uma mesma família*	*Famílias dentro de uma mesma ordem*	*Ordens dentro da classe*
Tempo de gestação	2,4	5,8	21,1	70.7
Idade de desmame	8,4	11,5	18,9	61.6
Idade à maturidade sexual	10,7	7,2	26,7	55,4
Intervalo entre período reprodutivo	6,6	13,5	16,1	63,8
Longevidade máxima	9,7	10,1	12,4	67,8
Peso ao nascer	2,9	5,5	26,6	64,9
Peso do adulto	2,9	7,5	21,0	68.5

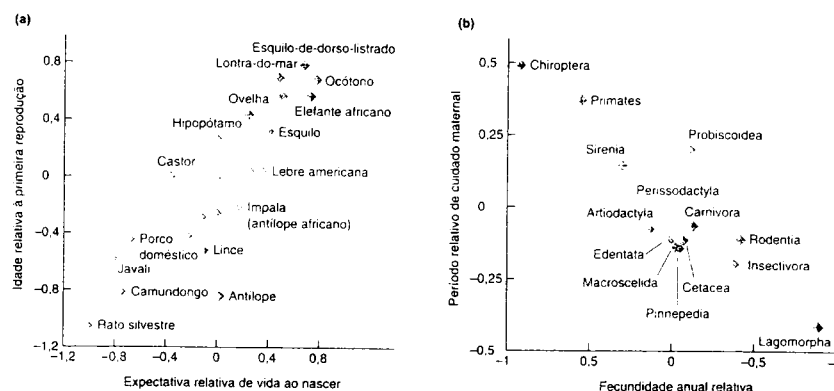
Mais ainda, a força destas relações nos níveis taxonômicos mais altos não significa abandonar o esforço de relacionar histórias de vida aos modos de vida e hábitats, uma vez que estes também são restringidos pelo tamanho do organismo e por sua posição filogenética. Isso mostra que, em níveis taxonômicos mais elevados, os padrões que ligam os ambientes e as histórias de vida estão interligados pela seleção natural. Por exemplo, os insetos (pequeno tamanho, prole numerosa, alocação reprodutiva alta, semelparidade freqüente) têm sido descritos como *r*-estrategistas, se comparados aos mamíferos (tamanho maior, prole menos numerosa, etc., relativamente *K*-estrategistas) (Pianka, 1970). Tais diferenças poderiam ser rejeitadas, sendo não mais do que o produto de uma divergência evolutiva remota (Stearns, 1992). Porém, como temos ressaltado, o hábitat de um organismo reflete suas próprias respostas ao seu ambiente. Portanto, um mamífero e um inseto que convivem juntos em um local certamente têm experiências muito distintas quanto ao hábitat. Os mamíferos de maior tamanho corporal, homeotérmicos, de vida longa, com comportamentos complexos, em geral se encontram em populações constantes em números, sujeitos a freqüentes níveis de competição, sendo relativamente imunes a muitas catástrofes e incertezas ambientais. Os insetos – menores, pecilotérmicos, sem comportamentos complexos, de ciclo de vida mais curto são em geral oportunistas, experimentando mortalidades freqüentes. Esses dois grupos de organismos são "prisioneiros" de seu passado evolutivo na interação com seus hábitats, assim como nas variações das suas histórias de vida – o esquema *r*/*K* fornece um razoável (porém não perfeito) resumo desses padrões ligados a ambos os grupos.

A mesma questão está ilustrada de uma maneira mais quantitativa por uma aplicação do método de "remoção da influência da filogenia" * (Harvey e Pagel, 1991) aos padrões de covariância em 10 características das histórias de vida para os mamíferos (Stearns, 1983). Nos dados não-manipulados, o padrão a ser esperado sobre a influência da seleção *r*/*K* foi pronunciado: cerca de 68% da covariação. Essa influência foi reduzida para 42% quando o efeito do peso corporal foi removido, e foi reduzida ainda mais quando as características foram substituídas na análise por seus desvios, em relação ao valor médio, para as famílias às quais as espécies pertenciam (33%) ou à sua ordem (32%). Primeiramente, essas análises reafirmam a importância do tamanho corporal e da filogenia, pois ambos tiveram muita influência na variação encontrada. Segundo, também é importante o fato de o padrão *r*/*K* ter continuado a existir, mesmo após os efeitos terem sido removidos. Porém, a força do padrão em dados não-manipulados não pode ser simplesmente renegada como um artefato filogenético. É possível que as diferenças de hábitat, também estejam associadas ao tamanho corporal, tanto ao nível de espécie, quanto ao de família ou mesmo ordem.

É sem dúvida verdadeiro que o estudo da história de vida não pode esquecer as restrições filogenéticas e alométricas. Contudo, não seria proveitoso ver a filogenia como uma explicação alternativa ao hábitat, quando se busca entender os padrões das histórias de vida. Ela coloca um certo limite às possibilidades dos tipos de história de vida e dos hábitats onde estas ocorrem. Porém, a essencial tarefa ecológica de relacionar as histórias de vida aos hábitats permanece ainda como o desafio mais fundamental.

Resumo

Os ecólogos tentam descrever e explicar a distribuição e a abundância dos organismos, os processos que modificam o tamanho populacional – natalidade, mortalidade e os movimentos de dispersão (emigração e imigração) – e os modos pelos quais

* N. de T. Em estatística, análise dos resíduos.

estes processos demográficos são influenciados pelos fatores ambientais.

Nem todos os indivíduos são iguais, especialmente entre os modulares, em oposição aos organismos unitários. As formas de crescimento modular precisam ser descritas, assim como a natureza e importância ecológica da senescência e a integração fisiológica em organismos modulares. A ecologia necessariamente envolve contagem dos indivíduos ou de seus módulos. Uma população é um grupo de indivíduos de uma espécie, sendo que este conceito varia de estudo a estudo. É mais conveniente considerar a densidade do que o tamanho populacional. Os métodos de estimar o tamanho populacional ou a densidade são descritos brevemente.

Foi demonstrada uma variedade de padrões de ciclos de vida, incluindo a distinção entre espécies semélparas e iteróparas. Os métodos básicos de quantificação de tais padrões incluem tabelas de vida, curvas de sobrevivência e padrões de fecundidade. Para espécies anuais, podem ser construídas tabelas de vida de coorte, em que seus componentes são descritos. Um parâmetro que resume o padrão de fecundidade é a taxa reprodutiva líquida, R_0. As curvas de sobrevivência que derivam de uma tabela de vida podem ser classificadas em três tipos básicos. Contudo, uma variedade de características, incluindo banco de sementes, indica que há muitas espécies que não são assim, ditas anuais.

Para indivíduos de momentos reprodutivos repetidos também é possível construir tabelas de vida de coorte; tabelas de vida estática são uma alternativa que deve ser utilizada com cautela.

Foi explicado como a taxa reprodutiva líquida, R_0, o tempo de geração e a taxa de aumento populacional estão inter-relacionadas quando as gerações se sobrepõem, levando à taxa líquida reprodutiva, R, e à taxa intrínseca de aumento populacional r (= ln$R$). Foi explicado, igualmente, como tais parâmetros podem ser estimados pelas tabelas de vida, projetando a população futura por meio de matrizes, um método mais eficaz de se analisar a fecundidade e a sobrevivência quando há sobreposição de gerações.

Foram descritos três diferentes tipos de perguntas a respeito da evolução das histórias de vida que ocorrem com freqüência. Muitas das respostas a essas perguntas têm sido baseadas na idéia de otimização. Os componentes das histórias de vida e seu significado ecológico foram também descritos: tamanho, taxa de desenvolvimento, semelparidade ou iteroparidade, número e tamanho da ninhada, e algumas medidas compostas – alocação reprodutiva e especialmente valor reprodutivo.

Os *trade-offs* são centrais para se entender a evolução da história de vida, embora sejam difíceis de se observar na natureza. Os *trade-offs* mais importantes são aqueles que revelam um aparente "custo da reprodução" (CR) em termos de decréscimo no valor reprodutivo residual. Outro entre o número e o *fitness* individual da prole.

Para orientar a questão se há padrões ligando tipos específicos de histórias de vida a tipos específicos de hábitats, são introduzidos os conceitos de conjuntos de opções e níveis de *fitness*, levando a uma classificação geral comparativa de hábitats. Então, revelou-se um padrão da alocação reprodutiva e do seu tempo de ocorrência, otimizando o tamanho e o número da prole. O conceito de seleção r e K foi apresentado, com suas limitações e evidências. Também foi explicado que os padrões na plasticidade fenotípica das histórias de vida podem igualmente ser governados pela seleção natural.

Finalmente, foram discutidos os efeitos das restrições filogenéticas e alométricas na evolução das histórias de vida – em especial o efeito do tamanho – concluindo-se que ainda permanece um desafio relacionar as histórias de vida com os hábitats no qual estas evoluem.

Capítulo 5
Competição Intra-Específica

5.1 Introdução

Os organismos crescem, se reproduzem e morrem (Capítulo 4). Eles são afetados pelas condições em que vivem (Capítulo 2) e pelos recursos que obtêm (Capítulo 3), porém nenhum organismo vive isolado. Todos eles, pelos menos em parte de suas vidas, são membros de uma população composta de indivíduos da sua própria espécie.

uma definição de competição

Os indivíduos da mesma espécie têm necessidades muito semelhantes para sobreviver, crescer e se reproduzir, mas a demanda combinada que eles têm por um recurso pode exceder a sua oferta imediata. Os indivíduos competem então pelo recurso, não sendo surpresa que pelo menos alguns ficam privados dele. Este capítulo trata da natureza de tal competição intra-específica, seus efeitos sobre os indivíduos competidores e sobre as suas populações. Iniciamos com uma definição de trabalho: "competição é uma interação entre indivíduos, provocada por uma necessidade comum de um recurso e que leva à redução da sobrevivência, crescimento e/ou reprodução de pelo menos alguns dos indivíduos competidores envolvidos". Podemos agora examinar mais detidamente a competição.

Inicialmente, consideremos uma comunidade hipotética simples: uma população bem-sucedida de gafanhotos (todos da mesma espécie) se alimentando em um campo de ervas (também de uma só espécie). Para prover-se de energia e matéria necessárias ao crescimento e à reprodução, os gafanhotos comem ervas, mas para encontrá-las e consumi-las, eles precisam usar energia. Qualquer gafanhoto pode estar em um lugar do campo onde não haja ervas porque outro gafanhoto já as comeu. O gafanhoto precisa então se deslocar e gastar mais energia, antes de conseguir alimentar-se. Quanto mais gafanhotos houver, mais freqüentemente isso ocorrerá. Um aumento no gasto de energia e um decréscimo na taxa de ingestão de alimento podem diminuir as chances de sobrevivência do gafanhoto e a quantidade de energia disponível para o desenvolvimento e a reprodução. A sobrevivência e a reprodução determinam a contribuição do gafanhoto para a geração seguinte. Portanto, quanto mais competidores intra-específicos por alimento um gafanhoto tiver, provavelmente sua contribuição será menor.

No que diz respeito à erva, uma plântula isolada em solo fértil pode ter uma chance grande de sobreviver até atingir a maturidade reprodutiva. É provável que ela exiba um extenso crescimento modular e, como conseqüência, produza um grande número de sementes. No entanto, é provável uma plântula que esteja rodeada por vizinhas muito próximas (fazendo sombra com suas folhas e retirando água e nutrientes do solo com suas raízes) não sobreviva e, caso o consiga, certamente formará poucos módulos e produzirá poucas sementes.

Podemos perceber imediatamente que o efeito final da competição sobre um indivíduo é uma redução da sua contribuição à geração seguinte, em comparação com o que aconteceria se não houvesse competidores. A competição intra-específica leva a uma diminuição das taxas de incorporação de recursos por indivíduo e, assim, a uma diminuição das taxas de crescimento ou desenvolvimento individual, ou talvez a um decréscimo das quantidades de reservas armazenadas ou a um aumento dos riscos de predação. Isso, por sua vez, pode acarretar um decréscimo da sobrevivência e/ou da fecundidade, que juntas determinam o rendimento reprodutivo de um indivíduo.

5.1.1 Exploração e interferência

exploração

Em muitos casos, os indivíduos competidores não interagem diretamente uns com os outros. Em vez disso, eles respondem ao nível de um recurso, que diminui devido à presença e atividade de outros indivíduos. Os gafanhotos mencionados são um exemplo. De maneira análoga, uma planta herbácea competidora é afetada adversamente pela presença de plantas vizinhas, pois a zona da qual ela extrai os recursos (luz, água, nutrientes) foi sobreposta pelas "zonas de esgotamento de recursos" das plantas vizinhas; isso torna mais difícil a extração daqueles recur-

sos. Em tais casos, a competição pode ser descrita como *exploração*, em que cada indivíduo é afetado pela quantidade de recurso que permanece após este ter sido explorado pelos demais. Portanto, a exploração só pode ocorrer se o recurso em questão se encontra em quantidades limitadas.

interferência

Em muitos outros casos, a competição toma a forma de *interferência*. Aqui, os indivíduos interagem diretamente uns com os outros, e um indivíduo de fato impedirá que outro explore os recursos dentro de uma porção do hábitat. Essa situação é observada, por exemplo, entre animais que defendem seus territórios (ver Seção 5.11) e entre animais sésseis e plantas que vivem em costões rochosos. A presença de uma craca sobre uma rocha impede que outra craca ocupe a mesma posição, mesmo que o alimento nesse local exceda as demandas de várias cracas. Em tais casos, o espaço pode ser considerado um recurso em quantidades limitadas. Outro tipo de competição de interferência ocorre quando, por exemplo, dois cervos-vermelhos machos lutam por acesso a um harém de fêmeas. Qualquer um dos machos poderia prontamente acasalar com todas as fêmeas, mas eles não conseguem fazê-lo porque os acasalamentos são limitados ao "proprietário" do harém.

Assim, a competição mediante interferência pode ocorrer por um recurso de valor real (p. ex., pelo espaço para uma craca sobre um costão rochoso). Nesse caso, a interferência é acompanhada por um certo grau de exploração ou por um recurso substituto (um território ou a posse de um harém), que é valioso somente porque permite o acesso a um recurso real (alimento ou fêmeas). Com a exploração, a intensidade de competição é muito ligada ao nível de recursos presentes e necessários, mas com a interferência, a intensidade pode ser alta, mesmo quando o nível dos recursos reais não é limitante.

Na prática, muitos exemplos de competição incluem provavelmente elementos tanto de exploração quanto de interferência. Por exemplo, os adultos do besouro-das-cavernas (*Neaphenops tellkampfi*), em Great Onyx Cave, Kentucky, competem entre si, mas com nenhuma outra espécie, e têm só um tipo de alimento – os ovos de grilo, que eles obtêm fazendo escavações no chão arenoso da caverna. Por um lado, eles sofrem indiretamente os efeitos da exploração: os besouros reduzem a densidade do seu recurso (ovos de grilo) e têm uma fecundidade marcadamente menor, quando a disponibilidade do recurso é baixa (Figura 5.1a). Porém, eles sofrem diretamente os efeitos da interferência: em densidades mais altas, os besouros lutam mais, forrageiam menos, cavam covas mais superficiais e em menor quantidade, além de comerem menos ovos do que seria esperado com apenas o alimento como fator limitante (Figura 5.1b).

5.1.2 Competição unilateral

Independentemente de competirem por exploração ou interferência, os indivíduos de uma espécie possuem muitas características fundamentais em comum, usando recursos similares e reagindo às condições de maneira muito parecida. Entretanto, a competição intra-específica pode ser bastante unilateral: uma plântula precoce e robusta fará sombra a uma plântula tardia e atrofiada; na praia, um briozoário de mais idade e maior crescerá por cima de um mais jovem e menor. A Figura 5.2 apresenta um exemplo. A sobrevivência durante o inverno de crias do cervo-vermelho, na população com recursos limitados da ilha de Rhum, Escócia (ver Capítulo 4), declinou nitidamente à medida que a população se tornou mais adensada, mas aquelas com maior probabilidade de morrer eram as que nasceram menores. Portanto, o efeito final da competição

FIGURA 5.1 Competição intra-específica entre besouros-das-cavernas (*Neapheonops tellkampfi*). (a) Exploração. A fecundidade dos besouros está significativamente correlacionada ($r = 0{,}86$) com a fecundidade dos grilos (por si só, uma boa medida da disponibilidade de ovos de grilo – o alimento dos besouros). Os próprios besouros reduzem a densidade de ovos de grilo. Em experimentos com 10 ovos de grilo, à medida que a densidade de besouros aumentava de 1 para 2 para 4, eles cavavam covas mais superficiais e em menor quantidade na busca do seu alimento; em última análise, comiam muito menos ($P < 0{,}001$, em cada caso), embora 10 ovos de grilo fossem suficientes para saciar a todos. As médias e os desvios-padrão são indicados em cada caso (segundo Griffith e Poulson, 1993).

FIGURA 5.2 Os cervos-vermelhos menores, ao nascerem, têm menor probabilidade de sobreviver ao inverno quando, em intensidades mais altas, a sobrevivência declina (segundo Clutton-Brock *et al.*, 1987).

está longe de ser igual para todos os indivíduos. Os competidores fracos contribuirão pouco para a próxima geração ou não contribuirão em absoluto. Os competidores fortes podem ter uma contribuição apenas infimamente afetada.

Por fim, observe que o possível efeito da competição intra-específica sobre qualquer indivíduo é maior quanto mais competidores houver. Por isso, diz-se que os efeitos da competição intra-específica são dependentes da densidade. A seguir, examinaremos mais detalhadamente os efeitos da competição intra-específica dependentes da densidade sobre a mortalidade, a natalidade e o crescimento.

5.2 Competição intra-específica e mortalidade e fecundidade dependentes da densidade

A Figura 5.3 mostra o padrão de mortalidade do besouro-da-farinha (*Tribolium confusum*), em coortes criadas com densidades diferentes. Um número conhecido de ovos foi colocado em tubos de vidro com 0,5 g de uma mistura de farinha de trigo e levedura, sendo registrados os indivíduos sobreviventes que se tornaram adultos em cada tubo. Os mesmos dados foram expressos de três modos, e em cada caso a curva resultante foi dividida em três regiões. A Figura 5.3a descreve a relação entre a densidade e a taxa de mortalidade *per capita* – literalmente, a taxa de mortalidade "por cabeça", isto é, a probabilidade de um indivíduo morrer ou a proporção dos que morreram entre os estágios de ovo e adulto. A Figura 5.3b descreve como mudou, com a densidade, o número de indivíduos mortos antes do estágio adulto, e a Figura 5.3c descreve a relação entre a densidade e o número de sobreviventes.

Ao longo da região 1 (densidade baixa), a taxa de mortalidade permaneceu constante à medida que aumentava a densidade (Figura 5.3a). Os números de indivíduos mortos e sobreviventes aumentaram (Figura 5.3b, c) (o que não é surpresa, pois o número "disponível" para morrer e sobreviver aumentou), mas a proporção dos indivíduos moribundos permanecia a mesma, o que explica as linhas retas na região 1 da Figura 5.3b, c. A mortalidade nessa região é *in*dependente da densidade. Os indivíduos morreram, mas a chance de um sobrevivente chegar à idade adulta não variou nessa densidade inicial. A julgar por isso, não houve competição intra-específica entre os besouros nessas densidades. Tais mortes independentes da densidade afetam a população, seja qual for a sua densidade, e representam a linha básica que toda mortalidade dependente da densidade deveria superar.

dependência subcompensadora da densidade

Na região 2, a taxa de mortalidade aumentou com a densidade (Figura 5.3a): houve uma mortalidade dependente da densidade. O número de mortes continuou aumentando com a densidade, porém mais rapidamente do que na região 1 (Figura 5.3b). O número de sobreviventes também continuou crescendo, mas com menor rapidez do que na região 1 (Figura 5.3c). Assim, nesta região, o aumento da densidade dos ovos continuou a levar a um aumento do número total de adultos sobreviventes. A taxa de mortalidade cresceu, mas ela "subcompensou" os aumentos da densidade.

dependência sobrecompensadora da densidade

Na região 3, a competição intra-específica foi ainda mais intensa. A taxa de mortalidade crescente "sobrecompensou" qualquer aumento da densidade, isto é, nessa região, quanto mais ovos ha-

FIGURA 5.3 Mortalidade dependente da densidade no besouro-da-farinha (*Tribolium confusum*), e seu efeito sobre (a) a taxa de mortalidade, (b) o número de indivíduos que morrem e (c) o número de indivíduos que sobrevivem. Na região 1, a mortalidade é independente da densidade; na região 2, há uma mortalidade dependente da densidade do tipo subcompensador; na região 3, há uma mortalidade dependente da densidade do tipo sobrecompensador (segundo Bellows, 1981).

via, menos adultos sobreviveram: um aumento do número inicial de ovos conduziu a um aumento proporcional ainda maior da taxa de mortalidade. Portanto, se as densidades fossem aumentadas, haveria tubos sem sobreviventes: os besouros em desenvolvimento teriam comido todo o alimento disponível, antes que qualquer um deles pudesse alcançar o estágio adulto.

dependência da densidade exatamente compensadora

A Figura 5.4 mostra uma situação um pouco diferente. Ela ilustra a relação entre densidade e mortalidade de trutas jovens. Em densidades mais baixas, houve dependência subcompensadora da densidade, mas em densidades mais altas, a mortalidade nunca sobrecompensou. De forma mais precisa, ela compensou com exatidão qualquer aumento da

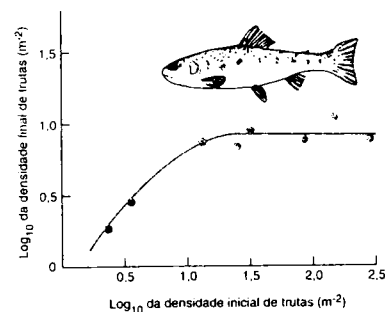



FIGURA 5.4 Efeito dependente da densidade exatamente compensador: o número de alevinos de truta sobreviventes é independente da densidade inicial em densidades mais altas (segundo Le Cren, 1973).

densidade: todo aumento do número de alevinos foi compensado por um aumento equivalente da taxa de mortalidade. Portanto, o número de sobreviventes se aproximou e se manteve em um nível constante, independentemente da densidade inicial.

competição intra-específica e fecundidade

Os padrões de fecundidade dependente da densidade que resultam da competição intra-específica são, em certo sentido, uma imagem-espelho daqueles obtidos para a mortalidade (Figura 5.5). Entretanto, no caso da fertilidade, a taxa de mortalidade *per capita* cai à medida que a competição se intensifica. Quando as taxas estão baixas o bastante, a taxa de natalidade pode ser independente da densidade (Figura 5.5a, densidades mais baixas). Porém, à medida que a densidade aumenta e os efeitos da competição intra-específica se tornam evidentes, a taxa de natalidade mostra inicialmente uma dependência subcompensadora da densidade (Figura 5.5a, densidades mais altas), e logo pode exibir uma dependência exatamente compensadora (Figura 5.5b, Figura 5.5c, densidades mais baixas) ou sobrecompensadora com relação à densidade (Figura 5.5c, densidades mais altas).

Desse modo, para resumir, sem considerar as variações em sobrecompensação ou subcompensação, o ponto essencial é simples: em densidades apropriadas, a competição intra-específica pode conduzir à mortalidade e/ou fecundidade dependente da densidade, o que indica que a taxa de mortalidade cresce e/ou a taxa de natalidade decresce à medida que a densidade aumenta. Portanto, sempre que há competição intra-específica, seu efeito, seja na sobrevivência, na fecundidade ou em uma combinação das duas, é dependente da densidade. No entanto, como mostraremos em outros capítulos, existem outros processos, além da competição intra-específica, que também exercem efeitos dependentes da densidade.

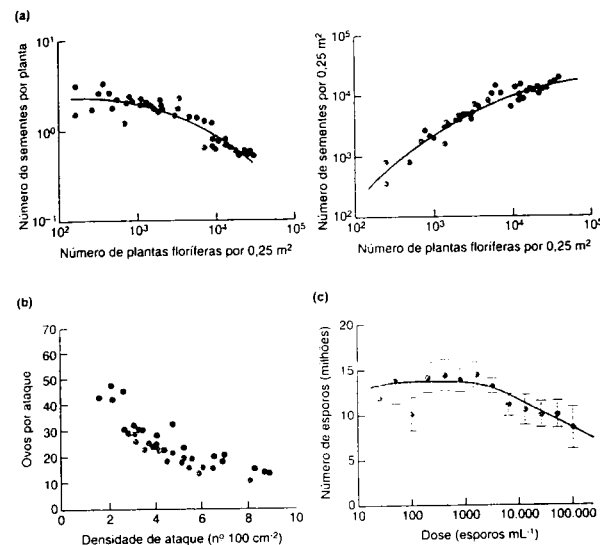



FIGURA 5.5 (a) A fecundidade (sementes por planta) de *Vulpia fasciculata*, uma espécie anual de dunas, é constante em densidades mais baixas (dependência da densidade, à esquerda). Entretanto, em densidades mais altas, a fecundidade declina, mas de forma subcompensadora, de tal modo que o número total de sementes continua a crescer (à direita) (segundo Watkinson e Harper, 1978). (b) A fecundidade (ovos por ataque) no besouro-do-pinheiro (*Dendroctonus frontalis*), em East Texas, declina com a crescente densidade de ataque, de modo a compensar mais ou menos exatamente os aumentos de densidade: o número total de ovos produzidos foi cerca de 100 por 100 cm², independentemente da densidade de ataque sobre a amplitude observada (◐ = 1992; ● = 1993) (segundo Reeve *et al.*, 1998). (c) Quando o crustáceo planctônico *Daphnia magna* foi infectado com números variáveis de esporos da bactéria *Pasteuria ramosa*, o número total de esporos produzidos por hospedeiro na próxima geração foi independente da densidade (exatamente compensadora), em densidades mais baixas, mas declinou com densidade crescente (sobrecompensação), em densidades mais altas. Os erros-padrão são mostrados (segundo Ebert *et al.*, 2000).

5.3 Densidade ou adensamento?

A intensidade da competição intra-específica experimentada por um indivíduo não é verdadeiramente determinada pela densidade de toda a população. O efeito sobre um indivíduo é determinado mais pelo grau de adensamento ou inibição exercido por seus vizinhos imediatos.

Uma maneira de enfatizar esse aspecto é reconhecer que, na realidade, existem ao menos três significados diferentes de "densidade" (ver Lewontin e Levins, 1989, onde podem ser encontrados detalhes de cálculos e termos). Considere uma população de insetos, distribuída sobre uma população de plantas das quais eles se alimentam. Esse é um exemplo típico de um fenômeno quase geral – uma população (de insetos, nesse caso) sendo distribuída em diferentes manchas de um recurso (as plantas). Em geral, a densidade seria calculada como o número de insetos (suponhamos 1.000) dividido pelo número de plantas (suponhamos 100), ou seja, 10 insetos por planta. Esse valor, que em geral chamaríamos apenas de "densidade", na realidade é a "densidade ponderada pelo recurso". Entretanto, ele proporcionaria uma medida precisa da intensidade de competição sofrida pelos insetos (o grau de adensamento) somente se existissem exatamente 10 insetos sobre cada planta e as plantas tivessem o mesmo tamanho.

Suponha, por outro lado, que 10 plantas sustentam 91 insetos cada uma, e as restantes 90 apenas um inseto. A densidade ponderada pelo recurso continuaria sendo de 10 insetos por planta. Porém, a densidade média experimentada pelos insetos seria 82,9 insetos por planta. Isto é, somam-se as densidades experimentadas por cada um dos insetos (91+91+91...+1+1) e se divide pelo número total de insetos. Esta é a "densidade ponderada pelo organismo", que claramente proporciona uma medida muito mais satisfatória da intensidade de competição que provavelmente sofrem os insetos.

três significados de densidade

No entanto, permanece a outra questão da densidade média de insetos experimentada pelas plantas. Essa, que pode ser referida como "pressão de exploração", resulta ser de 1,1 inseto por planta, refletindo o fato de que a maioria das plantas sustenta apenas um inseto.

Qual é, então, a densidade do inseto? Evidentemente, isso depende da perspectiva pela qual a resposta é considerada – a do inseto ou a da planta –, mas qualquer que seja a visão, a prática habitual de calcular a densidade ponderada pelo recurso e denominá-la "densidade" parece muito suspeita. A diferença entre a densidade ponderada pelo recurso e a densidade ponderada pelo organismo é ilustrada na Tabela 5.1, para populações humanas de vários estados dos EUA (onde o "recurso" é simplesmente a área de terra). As densidades ponderadas pelos organismos são muito maiores (mas algo inúteis) do que as habituais densidades ponderadas pelos recursos, pois a maioria das pessoas vive adensada em cidades (Lewontin e Levins, 1989).

As dificuldades em confiar na densidade para caracterizar a intensidade potencial de competição intra-específica são especialmente intensas com os organismos sésseis e modulares, pois, sendo fixos, eles competem quase exclusi-

TABELA 5.1 Comparação das densidades ponderadas pelo recurso e pelo organismo, de cinco estados dos EUA, com base no censo de 1960, em que as "manchas de recursos" são os condados dentro de cada estado (segundo Lewontin e Levins, 1989).

Estado	*Densidade ponderada pelo recurso (km⁻²)*	*Densidade ponderada pelo organismo (km⁻²)*
Colorado	44	6.252
Missouri	159	6.525
New York	896	48.714
Utah	28	684
Virginia	207	13.824

vamente com seus vizinhos mais imediatos e, sendo modulares, a competição é dirigida principalmente aos módulos mais próximos de tais vizinhos. Assim, por exemplo, quando indivíduos de bétula prateada (*Betula pendula*), crescem em pequenos grupos, os lados das árvores que contatam com os vizinhos apresentam uma taxa de "natalidade" de gemas mais baixa e uma taxa de mortalidade mais alta (ver Seção 4.2). No entanto, nos lados das mesmas árvores sem contato com vizinhos, a taxa de natalidade das gemas é mais alta, a taxa de mortalidade, mais baixa, os ramos tornam-se mais longos e a forma se aproxima à de uma árvore crescendo em espaço aberto (Figura 5.6). Os módulos distintos experimentam intensidades diferentes de competição, de modo que destacar a densidade na qual um indivíduo está crescendo seria fora de propósito.

densidade: uma expressão conveniente de adensamento

Portanto, sejam móveis ou sésseis, os organismos diferentes encontram ou sofrem com um número variável de competidores. A densidade, em especial a densidade ponderada pelo recurso, é uma abstração que se aplica à totalidade da população, mas que não deve ser aplicada a nenhum dos indivíduos que a constituem. Entretanto, a densidade pode muitas vezes ser a maneira mais conveniente de expressar o grau de adensamento dos indivíduos – e esta é certamente a maneira habitual de expressão.

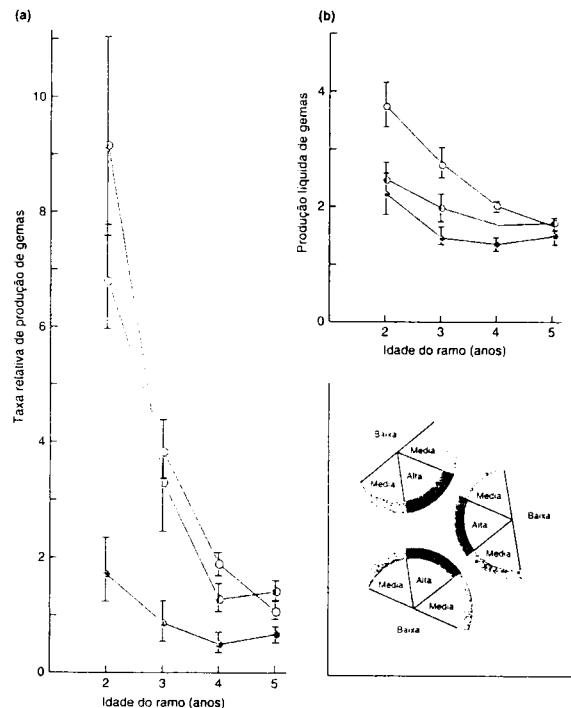



FIGURA 5.6 Produção relativa média de gemas (gemas novas por gema existente) de indivíduos de bétula prateada (*Betula pendula*) expressa (a) como produção bruta e (b) como produção líquida de gemas (nascimentos menos mortes), em diferentes zonas de interferências. As zonas estão assim simbolizadas: ● = interferência alta; ◐ = média; ○ = baixa. As barras representam os erros-padrão (segundo Jones e Harper, 1987).

5.4 Competição intra-específica e regulação do tamanho populacional

Existem, portanto, padrões típicos quanto aos efeitos da competição intra-específica na natalidade e na mortalidade (ver Figuras 5.3 a 5.5). Esses padrões generalizados estão resumidos nas Figuras 5.7 e 5.8.

5.4.1 Capacidades de suporte

A Figura 5.7a-c reitera o fato de que, à medida que a densidade aumenta, a taxa de natalidade *per capita* por fim diminui, e a taxa de mortalidade *per capita* por fim se eleva. Em conseqüência, deve haver uma densidade em que essas curvas se cruzam. Com densidades inferiores a este valor, a taxa de natalidade supera a

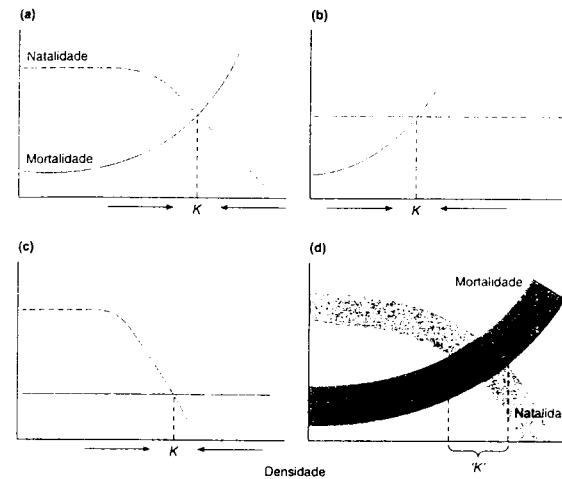



FIGURA 5.7 As taxas de natalidade e mortalidade dependentes da densidade levam à regulação do tamanho populacional. Quando ambas as taxas dependem da densidade (a), ou quando apenas uma delas mostra comportamento de dependência (b, c), suas curvas se cruzam. A densidade em que essas curvas se cruzam é denominada capacidade de suporte (*K*). Abaixo deste valor, a população aumenta, acima dele, a população diminui: *K* é um equilíbrio estável. Estas figuras, entretanto, representam uma caricatura da realidade. Uma situação mais próxima da realidade é aquela mostrada em (d), na qual, em relação à densidade, a taxa de mortalidade aumenta, e a de natalidade, diminui. Portanto, é possível que as duas taxas se equilibrem não só a uma densidade única, mas também a uma gama ampla de densidades, na direção da qual tendem a se mover as outras densidades.

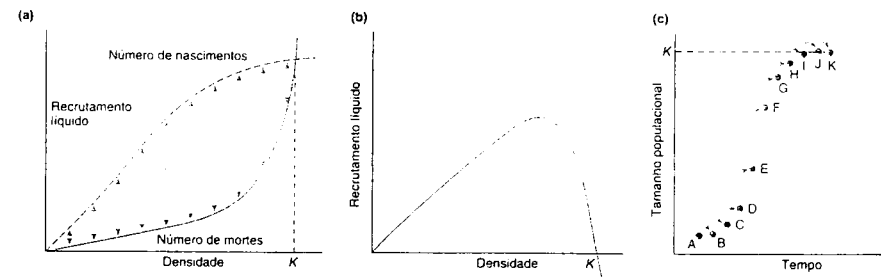



FIGURA 5.8 Alguns aspectos gerais da competição intra-específica. (a) Efeitos dependentes da densidade sobre o número de mortos e o número de nascimentos em uma população: o recrutamento líquido é "nascimentos menos mortos". Portanto, como é mostrado em (b), o efeito dependente da densidade da competição intra-específica sobre o recrutamento líquido é uma curva convexa ou em forma de "n". (c) População aumentando de tamanho sob a influência das relações em (a) e (b). Cada seta representa a mudança no tamanho populacional durante um intervalo de tempo. A mudança (isto é, o recrutamento líquido) é pequena quando a densidade é baixa (isto é, quando os tamanhos populacionais são pequenos: de A a B, de B a C) e quando se acha próximo à capacidade de suporte (de I a J, de J a K) e é grande em densidades intermediárias (de E a F). O resultado é uma curva em forma de "S" ou padrão sigmoidal de aumento populacional, que se aproxima da capacidade de suporte.

taxa de mortalidade, e a população aumenta de tamanho. Com densidades superiores ao ponto de interseção, a taxa de mortalidade é superior à de natalidade, e a população declina. Na densidade de interseção, as duas taxas são iguais e não há alteração líquida no tamanho da população. Portanto, esta densidade representa um equilíbrio estável, do qual todas as outras densidades tenderão a se aproximar. Em outras palavras, ao atuar sobre as taxas de natalidade e mortalidade, a competição intra-específica pode regular as populações até uma densidade estável, em que a taxa de natalidade é igual à de mortalidade. Esta densidade é conhecida como *capacidade de suporte* da população e é habitualmente representada por K (Figura 5.7). Ela é denominada capacidade de suporte porque representa o tamanho da população que os recursos do ambiente podem exatamente manter ("suportar"), sem uma tendência de aumento ou redução.

as populações reais carecem de capacidades de suporte simples

Entretanto, ainda que as populações hipotéticas representadas pelos gráficos como os da Figura 5.7a-c possam ser caracterizadas por uma capacidade de suporte simples, isso não acontece com uma verdadeira população natural. Existem flutuações ambientais imprevisíveis; os indivíduos são afetados por inúmeros fatores, um dos quais é a competição intra-específica; e os recursos não só afetam a densidade, mas também respondem a ela. Portanto, a situação é provavelmente mais próxima àquela representada na Figura 5.7d. A competição intra-específica não mantém as populações naturais em um nível previsível e imutável (a capacidade de suporte), mas ela pode atuar sobre uma gama muito ampla de densidades iniciais, levá-las a uma gama muito mais restrita de densidades finais e, por isso, tende a manter a densidade dentro de certos limites. Nesse sentido, em geral se diz que a competição intra-específica é capaz de regular o tamanho das populações. A Figura 5.9, por exemplo, apresenta as flutuações intra e interanuais em populações da truta marrom (*Salmo trutta*) e do gafanhoto (*Chorthippus brunneus*). Nesses exemplos, não há capacidades de suporte simples, mas observam-se nítidas tendências para que a densidade "final" de cada ano ("número de indivíduos nos finais de verão", no primeiro caso; "adultos", no segundo caso) seja relativamente constante, apesar das grandes flutuações da densidade dentro de cada ano e do óbvio potencial de crescimento de ambas as populações.

De fato, o conceito de uma população estabelecida em uma capacidade de suporte estável, mesmo em populações hipotéticas, só é relevante para situações em que a dependência da densidade não é fortemente sobrecompensadora. Onde existe sobrecompensação, podem resultar ciclos ou mesmo mudanças caóticas no tamanho da população. Mais tarde, voltaremos a esse ponto (ver Seção 5.8).

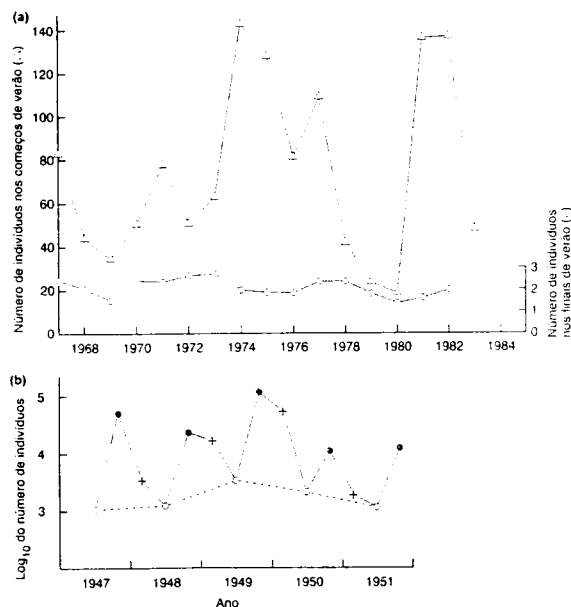



FIGURA 5.9 Regulação da população na prática. (a) Truta marrom, *Salmo trutta*, em um riacho do Lake District, Inglaterra. – = número de indivíduos nos começos de verão, incluindo os recém-saídos dos ovos; ○ = número de indivíduos nos finais de verão. Observe a diferença nas escalas verticais (segundo Elliott, 1984). (b) O gafanhoto (*Chorthippus brunneus*), no sul da Inglaterra. ● = ovos; + = ninfas; ○ = adultos. Observe a escala logarítmica (segundo Richards e Waloff, 1954). Não existem capacidades de suporte conclusivas, mas as densidades "finais" de cada ano ("finais de verão" e "adultos") são relativamente constantes, apesar das grandes flutuações intra-anuais.

5.4.2 Curvas de recrutamento líquido

Uma visão geral alternativa de competição intra-específica é mostrada na Figura 5.8a, que trata mais de números do que de taxas. A diferença entre as duas curvas ("nascimentos menos mortes" ou "recrutamento líquido") é o número líquido de indivíduos adicionais esperados na população durante o estágio apropriado ou ao longo de um intervalo de tempo. Devido às formas das curvas de natalidade e mortalidade, o número líquido de indivíduos adicionais é pequeno nas densidades mais baixas, aumenta à medida que a densidade se eleva, declina novamente ao aproximar-se da capacidade de suporte e depois fica negativo (mais mortes do que nascimentos), quando a densidade inicial é superior a K (Figura 5.8b). Portanto, o recrutamento total para uma população é pequeno quando existem poucos indivíduos disponíveis para reprodução e também quando a competição intra-específica é intensa. Ele alcança um pico, isto é, a população aumenta mais rapidamente em tamanho em uma densidade intermediária.

o pico de recrutamento ocorre em densidades intermediárias

A natureza exata da relação entre a taxa líquida de recrutamento de uma população e sua densidade varia com a biologia detalhada da espécie em questão (p. ex., a truta, os trevos, o arenque e as baleias da Figura 5.10a-d). Além disso, uma vez que o recrutamento é afetado por múltiplos fatores, os dados raramente se prestam com exatidão a uma única curva. No entanto, em cada caso na Figura 5.10, é evidente uma curva em forma de domo (convexa). Isso reflete a natureza geral dos nascimentos e mortes dependentes da densidade, sempre que há competição intra-específica. Observe também que uma delas (Figura 5.10b) é modular: ela descreve a relação entre o índice de área foliar (IAF) de uma população vegetal (a área foliar total por unidade de área do solo) e a taxa de crescimento da população (nascimento modular menos morte modular). A taxa de crescimento é baixa quando existem poucas folhas, alcança o máximo para um IAF intermediário e diminui novamente com um IAF alto, quando há muito sobreamento mútuo e competição, podendo as folhas estarem consumindo mais na respiração do que contribuindo por meio da fotossíntese.

5.4.3 Curvas de crescimento sigmoidal

As curvas do tipo mostrado na Figura 5.8a e b também podem ser usadas para sugerir o padrão pelo qual uma população poderia aumentar a partir de um tamanho inicial muito pequeno (p. ex., quando uma espécie coloniza uma área previamente desocupada). Isso é ilustrado na Figura 5.8c. Imagine uma população pequena, bem abaixo da capacidade de suporte do seu ambiente (ponto A). Uma vez que a população é pequena, durante um intervalo de tempo ela pouco aumenta de tamanho e apenas alcança o ponto B. No entanto, agora, por ser maior, ela aumenta de tamanho mais rapidamente durante o intervalo de tempo seguinte (até o ponto C) e ainda com mais rapidez durante o próximo (até o ponto D). Esse processo continua até que a população supere o pico de sua curva de recrutamento líquido (Figura 5.8b). Depois disso, em cada intervalo de tempo, a população aumenta cada vez menos, até alcançar sua capacidade de suporte (K), e o aumento de tamanho cessa completamente. Por isso, pode-se esperar que a população siga uma curva em forma de S ou

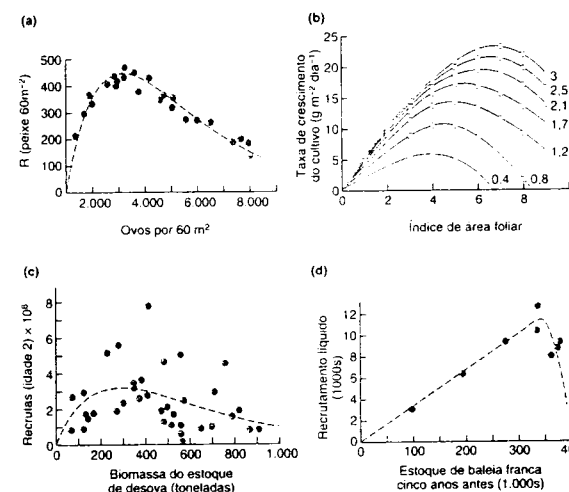



FIGURA 5.10 Algumas curvas de recrutamento líquido em forma de domo. (a) Truta marrom (*Salmo trutta*) com seis meses de idade, em Black Brows Beck, Reino Unido, entre 1967 e 1989 (segundo Miers, 2001; seguindo Elliott, 1994). (b) Relação entre a taxa de crescimento do trevo subterrâneo (*Trifolium subterraneum*) e o índice de área foliar em diferentes intensidades de radiação (kJ cm^{-2} dia^{-1}) (segundo Black, 1963). (c) Arenque "blackwater" (*Clupea harengus*) do estuário do Tâmisa, entre 1962 e 1997 (segundo Fox, 2001). (d) Estimativas de estoques de baleias francas antárticas (segundo Allen, 1972).

"sigmoidal", à medida que ela cresce, a partir de uma densidade baixa até sua capacidade de suporte. Isto é uma conseqüência da inflexão na sua curva de taxa de recrutamento, que, por sua vez, é uma conseqüência da competição intra-específica.

Naturalmente, a Figura 5.8c, como o resto da Figura 5.8, é uma simplificação grosseira. Ela supõe que as mudanças no tamanho populacional são afetadas unicamente pela competição intra-específica. Todavia, em muitas situações naturais e experimentais, pode-se perceber algo parecido com um crescimento sigmoidal da população (Figura 5.11).

A competição intra-específica será óbvia em certos casos (como a competição, devido ao crescimento excessivo, entre organismos sésseis sobre um costão rochoso), mas isso não ocorrerá com todas as populações examinadas. Os indivíduos são afetados por predadores, parasitos e presas, competidores de outras espécies, além das muitas facetas do seu ambiente físico e químico. Qualquer desses fatores pode superar ou obscurecer os efeitos da competição intra-específica; ou o efeito desses outros fatores em algum estágio pode reduzir, para todos os estágios posteriores, a densidade até valores bem abaixo da capacidade de suporte. Todavia, é provável que a competição intra-específica afete a maioria das populações, ao menos durante um estágio do seu ciclo de vida.

5.5 Competição intra-específica e crescimento dependente da densidade

A competição intra-específica pode, então, exercer um efeito profundo no número de indivíduos de uma população; mas ela pode ter um efeito igualmente profundo nos próprios indivíduos. Em populações de organismos unitários, as taxas de crescimento e as taxas de desenvolvimento são muitas vezes influenciadas pela competição intra-específica. Isso leva necessariamente a efeitos dependentes da densidade sobre a composição de uma população. A Figura 5.12a, b, por exemplo, apresenta duas situações em que os indivíduos eram tipicamente menores em densidades mais altas. Muitas vezes, isso significa que, embora o tamanho numérico de uma população seja regulado apenas aproximadamente pela competição intra-específica, a biomassa total é regulada de maneira muito mais precisa. Esse fato está ilustrado também pelas lapas, na Figura 5.12b.

5.5.1 Lei da produção final constante

Tais efeitos são particularmente acentuados em organismos modulares. Por exemplo, quando a semeadura de sementes de cenoura (*Daucus carrota*), foi realizada em uma gama de densidades, a produção por sementeira na primeira colheita (29 dias) aumentou com a densidade (Figura 5.13). Entretanto, após 62 dias, e ainda mais após 76 e 90 dias, a produção não mais refletiu a densidade de semeadura. Mais exatamente, ela foi a mesma para uma ampla gama de densidades iniciais, em especial em densidades mais altas, onde a competição foi mais intensa. Esse padrão com freqüência tem sido observado por ecólogos vegetais e é denominado "lei da produção final constante" (Kira *et al.*, 1953). Os indivíduos sofrem reduções, dependentes da densidade, na sua taxa de crescimento e, portanto, no tamanho individual da planta, que tende a compensar com exatidão os aumentos da densidade (por conseqüência, a produção final constante). Isso sugere, naturalmente, que os recursos disponíveis para o crescimento vegetal são limitados, em especial em densidades altas, o que é demonstrado na Figura 5.13 pelas produções maiores (constantes) em níveis mais altos.

A produção é a densidade (d) multiplicada pelo peso médio por planta ($\bar{w}$). Portanto, se a produção é constante (c):

$$d\,\bar{w} = c \qquad (5.1)$$

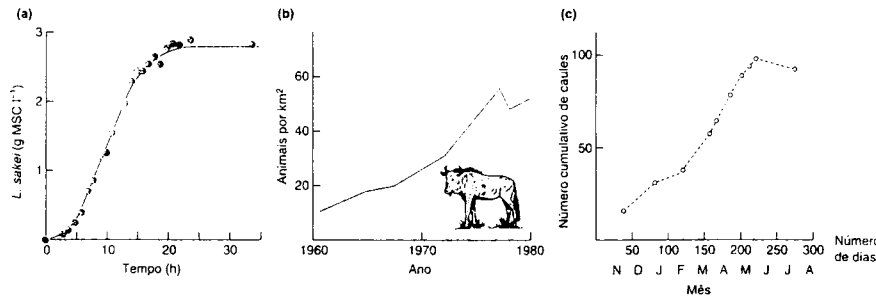



FIGURA 5.11 Exemplos reais de um aumento populacional em forma de S. (a) A bactéria *Lactobacillus sakei* (medida em gramas de "massa seca celular" – MSC – por litro) crescendo em meio de cultura (segundo Leroy e de Wuyst, 2001). (b) A população de gnus (*Connochaetes taurinus*), da região do Serengeti da Tanzânia e do Quênia, parece estabilizar-se após aumentar a partir de uma baixa densidade causada por uma peste bovina (segundo Sinclair e Norton-Griffiths, 1982; Deshmukh, 1986). (c) População da juncácea anual *Juncus gerardi*, em um ambiente de marisma na costa oeste da França (segundo Bouzille *et al.*, 1997).

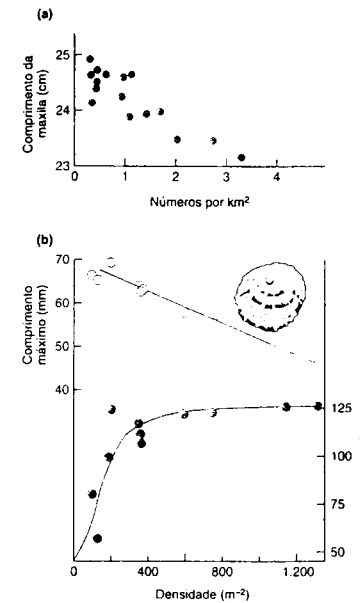



FIGURA 5.12 (a) O comprimento da maxila indica que a rena alcança tamanhos maiores em densidades mais baixas (segundo Skogland, 1983). (b) Em populações da lapa (*Patella cochlear*), o tamanho individual declina com a densidade, levando a uma regulação exata da biomassa da população (segundo Branch, 1975).

e assim:

$$\log d + \log \bar{w} = \log c \qquad (5.2)$$

e:

$$\log \bar{w} = \log c - 1.\log d \qquad (5.3)$$

e, desse modo, um gráfico do logaritmo do peso médio em relação ao logaritmo da densidade teria uma inclinação de –1.

A Figura 5.14 apresenta os dados dos efeitos da densidade sobre o crescimento da gramínea *Vulpia fasciculata*; observe que a inclinação da curva para o final do experimento realmente se aproxima de um valor de –1. Nesse experimento, igual ao realizado com cenoura, o peso individual das plantas na primeira colheita só foi reduzido quando as densidades eram muito altas. Porém, à medida que se tornaram maiores, as plantas mostraram interferências mútuas em densidades sucessivamente mais baixas.

A constância da produção final é em grande parte o resultado do caráter modular das plantas. Isso ficou evidenciado quando o azevém perene (*Lolium perenne*) foi semeado a uma gama de densidades, (a densidade maior era 30 vezes superior à menor) (Figura 5.15). Após 180 dias, alguns genetas* haviam morrido, mas a gama de densidades finais de *tillers* (módulos) foi muito mais reduzida do que a de genetas (indivíduos). As forças reguladoras da competição atuaram afetando amplamente o número de módulos por geneta, em vez de afetar o número de genetas propriamente.

produção constante e o caráter modular

5.6 Quantificação da competição intra-específica

Toda população é única. Todavia, como já temos visto, a ação da competição intra-específica obedece a alguns padrões gerais. Nesta seção, avançaremos mais em tais generalizações. Será descrito um método, utilizando valores k (ver Capítulo 4), para resumir os efeitos da competição intra-específica sobre a mortalidade, a fecundidade e o crescimento. A mortalidade será abordada em primeiro lugar. O método será depois estendido para a fecundidade e o crescimento.

Um valor k foi definido pela fórmula:

$$k = \log\,(\text{densidade inicial}) - \log\,(\text{densidade final}), \qquad (5.4)$$

ou, de maneira equivalente:

$$k = \log\,(\text{densidade inicial/densidade final}). \qquad (5.5)$$

Para os propósitos presentes, a "densidade inicial" pode ser simbolizada por B, significando o "número de indivíduos *antes* da ação da competição intra-específica", e a "densidade final" pode ser simbolizada por A, significando o "número de indivíduos *depois* da ação da competição intra-específica". Assim:

$$k = \log\,(B/A). \qquad (5.6)$$

Observe que k aumenta à medida que aumenta a taxa de mortalidade.

Alguns exemplos dos efeitos da competição intra-específica sobre a mortalidade são mostrados na Figura 5.16, em que k é plotado em relação ao log B. Em vários casos, k é constante em densidades mais baixas. Isso é uma indicação da independência em relação à densidade: a proporção de sobreviventes não está correlacionada com a densidade inicial. Em densidades mais altas, k aumenta com a densidade inicial; isso indica dependência em relação à densidade. Porém, é mais importante reconhecer que a maneira como k varia com o logaritmo da densidade indica a natureza precisa da dependência em relação à den-

* N. de T. Em vegetais com crescimento por propagação vegetativa, como gramíneas estoloníferas, por exemplo, o conjunto (a planta inteira, incluindo os estolões) é um geneta; cada módulo (caule ereto e suas folhas) é um *tiller*; cada *tiller* e suas raízes constituem um rameta.

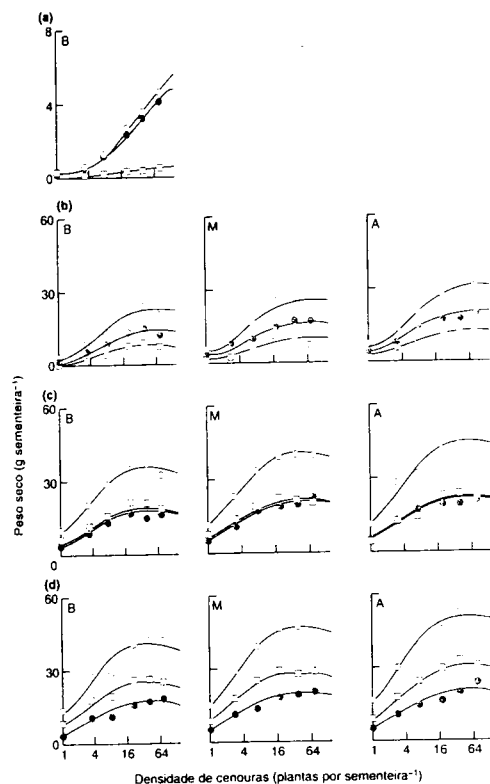



FIGURA 5.13 Relação entre produção por sementeira e densidade de semeadura da cenoura (*Daucus carrota*) em quatro colheitas ([a] 29 dias após a semeadura, [b] 62 dias, [c] 76 dias e [d] 90 dias) e em três níveis de nutrientes (baixo, médio e alto: B, M e A), aplicados semanalmente às sementeiras após a primeira colheita. Os pontos são as médias de três réplicas, com exceção da densidade mais baixa (9) e da primeira colheita (9). – = peso da raiz; ● = peso da parte aérea; – = peso total. As curvas foram ajustadas em linha com as relações teóricas de produção-densidade, cujos detalhes não são importantes neste contexto (segundo Li *et al.*, 1996).

FIGURA 5.14 "Produção final constante" de plantas, ilustrada por uma linha de inclinação -1, quando o logaritmo do peso médio é plotado em relação ao logaritmo da densidade, para *Vulpia fasciculata*, uma espécie de gramínea anual de dunas. Em 18 de janeiro, especialmente em densidades baixas, o crescimento e, portanto, o peso seco médio eram quase independentes da densidade. Porém, em 27 de junho, as reduções do crescimento dependentes da densidade compensaram com exatidão as variações da densidade, levando a uma produção constante (segundo Watkinson, 1984).

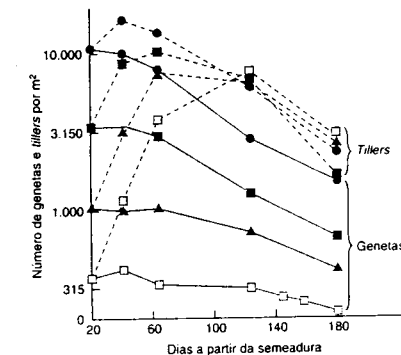



FIGURA 5.15 A competição intra-específica em plantas com freqüência regula o número de módulos. Quando populações de azevém (*Lolium perenne*) foram semeadas em diferentes densidades, a gama de densidades finais dos *tillers* (isto é, módulos) foi muito mais reduzida do que a dos *genetas* (segundo Kays e Harper, 1974).

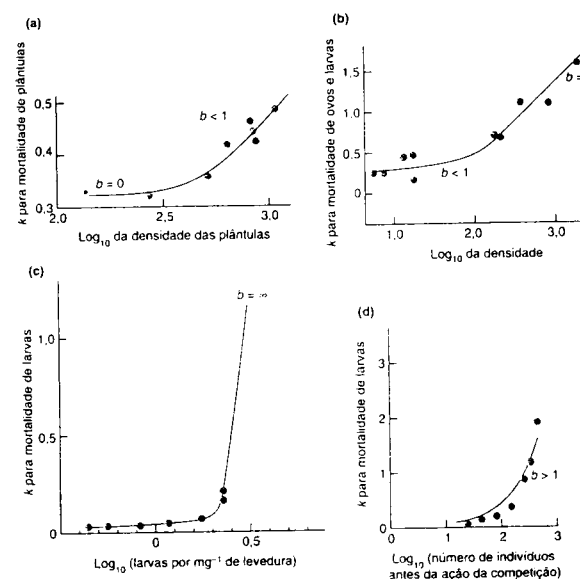



FIGURA 5.16 Emprego de valores *k* para descrever os padrões de mortalidade dependente da densidade. (a) Mortalidade de plântulas de *Androsace septentrionalis*, uma espécie anual de dunas, na Polônia (segundo Symonides, 1979). (b) Mortalidade de ovos e competição larval na mariposa-da-amendoeira (*Ephestia cautella*) (segundo Benson, 1973a). (c) Competição larval na mosca-da-fruta (*Drosophila melanogaster*) (segundo Bakker, 1969). (d) Mortalidade larval na mariposa (*Plodia interpunctella*) (segundo Snyman, 1949).

sidade. A Figura 5.16a, b, por exemplo, descreve situações em que existe subcompensação e compensação exata em densidades mais altas, respectivamente. A compensação exata na Figura 5.16b é indicada pela inclinação da curva (indicada por b) tomando um valor constante de 1 (a inclinação matemática permite observar que isso resulta do fato de que, com compensação exata, A é constante). A subcompensação que precedeu esta compensação exata em densidades mais baixas, e que é observada na Figura 5.16a mesmo em densidades mais altas, é indicada pelo fato de que b é menor do que 1.

A compensação exata ($b = 1$) com freqüência é referida como competição de torneio pura, porque há um número constante de vencedores (sobreviventes) no processo competitivo. O termo foi proposto por Nicholson (1954), em contraposição ao que ele chamou de competição desorganizada pura. A competição desorganizada pura é a forma mais extrema de dependência sobrecompensadora em relação à densidade, em que todos os indivíduos competidores são tão adversamente afetados que nenhum deles sobrevive, isto é, $A = 0$. Isso seria indicado na Figura 5.16 por um valor b de infinito (uma linha vertical), e a Figura 5.16c é um exemplo desse caso. Todavia, são muito comuns os exemplos em que a competição *se assemelha* ao tipo desorganizado, ou seja, há uma sobrecompensação considerável, mas não total ($b \gg 1$). Isso é mostrado, por exemplo, na Figura 5.16d.

Portanto, a representação de k em função do log B é um modo informativo de ilustrar os efeitos da competição intra-específica sobre a mortalidade. As variações na inclinação da curva (b) dão uma clara indicação da maneira em que a dependência em relação à densidade varia com a densidade. O método pode também ser estendido à fecundidade e ao crescimento.

Para a fecundidade, é necessário pensar em B como o "número total de descendentes que *teria* sido produzido, se não houvesse competição intra-específica", isto é, o número de descendentes produzidos por cada indivíduo reprodutor em um ambiente sem competição. A é, portanto, o número total de descendentes de fato produzidos. (Na prática, B é em geral estimado a partir da população que experimenta a menor competição – não necessariamente de uma população sem competição.) Para o crescimento, B deve ser considerado como a biomassa total, ou o número total de módulos, que teria sido produzido, caso todos os indivíduos crescessem como se estivessem em uma situação livre de competição. A é, portanto, a biomassa total ou o número total de módulos realmente produzidos.

A Figura 5.17 fornece exemplos em que os valores k são utilizados para descrever os efeitos da competição intra-específica sobre a fecundidade e o crescimento. Os padrões são essencialmente similares aos da Figura 5.16. Eles ficam situados em algum lugar do *continuum* que se estende entre a independência em relação à densidade e a competição desorganizada pura, e a sua posição nesse *continuum* é imediatamente aparente. Utilizando os valores k, todos os exemplos de competição intra-específica podem ser quantificados nos mesmos termos. No entanto, para a fecundidade e o crescimento, os termos "desorganizado" e, em especial, "de torneio" são menos apropriados. É preferível simplesmente falar em compensação exata, sobrecompensação e subcompensação.

5.7 Modelos matemáticos: introdução

O desejo de formular regras gerais em ecologia com freqüência encontra sua expressão na construção de modelos matemáticos ou gráficos. Pode parecer surpreendente que interessados no mundo vivo natural despendam tempo para reconstruí-lo em uma forma matemática artificial, mas existem várias boas razões para proceder assim. A primeira é que os modelos podem cristalizar, ou pelo menos agrupar em poucos parâmetros, as propriedades comuns importantes de uma riqueza de exemplos distintos. Isso apenas facilita aos ecólogos a tarefa de pensar sobre o problema ou processo em consideração, obrigando a tentar extrair o essencial dos sistemas complexos. Dessa forma, um modelo pode proporcionar uma "linguagem comum" em que é possível expressar cada exemplo único; e se todos eles podem ser expressos em uma linguagem comum, ficarão mais aparentes as propriedades relativas de uns com outros e talvez com algum padrão ideal.

Essas idéias são, talvez, mais familiares em outros contextos. Newton nunca utilizou um corpo totalmente desprovido de atrito, e Boyle nunca viu um gás ideal – exceto em sua imaginação –, mas as Leis da Dinâmica de Newton e a Lei de Boyle têm sido de imensurável valor para nós durante séculos.

Talvez mais importante, no entanto, seja a possibilidade de os modelos esclarecerem o mundo real que eles simulam. Como veremos, os modelos podem exibir propriedades previamente desconhecidas de sistema a ser modelado. Mais comumente, os modelos permitem evidenciar como o comportamento de uma população, por exemplo, depende das propriedades dos indivíduos que a constituem. Ou seja, os modelos nos permitem observar as prováveis conseqüências das premissas que escolhemos – "No caso em que apenas os indivíduos jovens vingaram, o que aconteceria com a dinâmica de suas populações?" – e assim por diante. Os modelos podem fazer isso porque os métodos matemáticos estão delineados precisamente para permitir que um conjunto de premissas seja acompanhado até as suas conclusões naturais. Como conseqüência, os modelos freqüentemente sugerem quais os experimentos ou as observações seriam mais vantajosos de serem realizados – "Uma vez que as taxas de migração dos indivíduos jovens parecem ser tão importantes, elas deveriam ser medidas em cada uma de nossas populações estudadas".

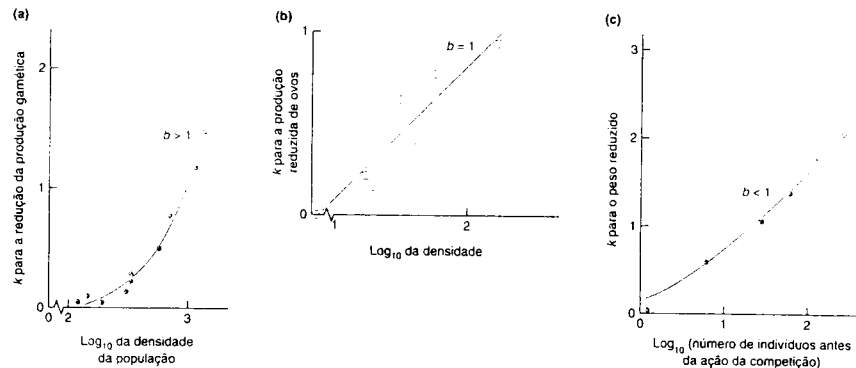



FIGURA 5.17 Utilização de valores k para descrever as reduções da fecundidade e crescimento dependentes da densidade. (a) Fecundidade na lapa (*Patella cochlear*), na África do Sul (segundo Branch, 1973). (b) Fecundidade na mosca-da-raiz-da-couve (*Eriosichia brassicae*) (segundo Benson, 1973b). (c) Crescimento na bolsa-de-pastor (*Capsella bursa-pastoris*) (segundo Palmblad, 1968).

As mesmas razões para a construção de modelos são também critérios pelos quais eles deveriam ser julgados. Na verdade, um modelo só é útil (isto é, só vale a pena construí-lo) se ele desempenha uma ou mais dessas funções. Naturalmente, para desempenhá-las, um modelo deve descrever de maneira adequada as situações reais e os conjuntos de dados reais, e essa "capacidade de descrição" ou "capacidade de simulação" é por si só um outro critério que possibilita julgar um modelo. Entretanto, a palavra crucial é a "adequação". A única descrição perfeita do mundo real é o próprio mundo real. Um modelo é uma descrição adequada, em última análise, desde que desempenhe uma função útil.

No presente caso, descreveremos alguns modelos simples de competição intra-específica. Eles serão construídos tomando um ponto de partida muito elementar e, após, se examinarão as suas propriedades (isto é, sua capacidade de satisfazer os critérios descritos). Inicialmente, será construído um modelo para uma população com estações de reprodução discretas (descontínuas).

5.8 Um modelo com estações de reprodução discretas

5.8.1 Equações básicas

Na Seção 4.7, desenvolvemos um modelo simples para espécies com estações de reprodução discretas, em que o tamanho populacional no tempo t, N_t, variou sob a influência de uma taxa de reprodução líquida fundamental, R. Esse modelo pode ser resumido em duas equações:

$$N_{t+1} = N_t R \tag{5.7}$$

e:

$$N_t = N_0 R^t. \tag{5.8}$$

O modelo, no entanto, descreve uma população em que não há competição. R é constante e, se $R > 1$, a população continuará a crescer em tamanho indefinidamente ("crescimento exponencial", mostrado na Figura 5.18). Portanto, o primeiro passo consiste em modificar as equações, submetendo a taxa de reprodução líquida à ação da competição intra-específica. Isto é realizado na Figura 5.19, que apresenta três componentes.

No ponto A, o tamanho populacional é muito pequeno (N_t é virtualmente zero). A competição é, portanto, desprezível, e a taxa de reprodução líquida real fica definida adequadamente por uma R não-modificada. Assim, a Equação 5.7 ainda é apropriada, ou, rearranjando-a de outra maneira:

$$N_t/N_{t+1} = 1/R. \tag{5.9}$$

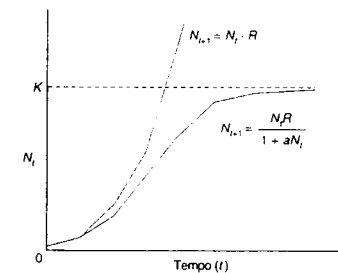



FIGURA 5.18 Modelos matemáticos de aumento populacional com o tempo, em populações com gerações discretas: aumento exponencial (à esquerda) e aumento sigmoidal (à direita).

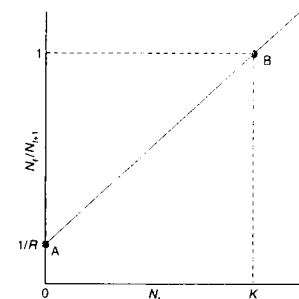



FIGURA 5.19 O modelo mais simples, em linha reta, no qual o inverso do crescimento da geração (N_t/N_{t+1}) pode aumentar com a densidade (N_t). Para mais explicações, ver o texto.

No ponto B, ao contrário, o tamanho populacional (N_t) é muito maior e não há um grau significativo de competição intra-específica. Nesse ponto, a taxa de reprodução líquida foi tão modificada pela competição que a população não pode fazer mais do que substituir a si mesma em cada geração, pois os "nascimentos" se igualam às "mortes". Em outras palavras, N_{t+1} é igual a N_t, e N_t/N_{t+1} é igual a 1. O tamanho populacional em que isto ocorre é, por definição, a capacidade de suporte, K (ver Figura 5.7).

O terceiro componente da Figura 5.19 é a linha reta que une o ponto A ao ponto B e se estende além deste último. Ela descreve a modificação progressiva da taxa de reprodução líquida real à medida que aumenta o tamanho populacional, mas seu caráter linear é apenas uma premissa adotada por conveniência, uma vez que todas as linhas retas têm a forma simples: y = (inclinação) x +

(interseção). Na Figura 5.19, N_t/N_{t+1} é medido no eixo y, N_t, no eixo x, a interseção é $1/R$, e a inclinação, com base no segmento entre os pontos A e B, é $(1 - 1/R)/K$. Portanto:

$$\frac{N_t}{N_{t+1}} = \frac{1-\frac{1}{R}}{K} \cdot N_t + \frac{1}{R}, \qquad (5.10)$$

ou, rearranjando:

$$N_{t+1} = \frac{N_t R}{1 + \frac{(R-1)N_t}{K}}. \qquad (5.11)$$

um modelo simples de competição intra-específica

Para uma maior simplicidade, $(R - 1)/K$ pode ser indicado por a, resultando:

$$N_{t+1} = \frac{N_t R}{(1 + aN_t)}. \qquad (5.12)$$

Este é um modelo de aumento populacional limitado pela competição intra-específica. Sua essência baseia-se no fato de que R, irrealisticamente constante na Equação 5.7, foi substituída por uma taxa de reprodução líquida real, $R/(1 + aN_t)$, que decresce à medida que o tamanho populacional (N_t) aumenta.

quem vem primeiro – a ou K?

Como muitos outros, nós derivamos a Equação 5.12 como se o comportamento de uma população estivesse determinado conjuntamente por R e K (a taxa de aumento *per capita* e a capacidade de suporte da população) – a é, então, apenas uma combinação de ambas. Um ponto de vista alternativo é que a tem significado por direito próprio, medindo a suscetibilidade *per capita* do adensamento: quanto maior o valor de a, maior será o efeito da densidade sobre a taxa real de aumento da população (Kuno, 1991). Considera-se agora o comportamento de uma população como sendo determinado conjuntamente por duas propriedades dos indivíduos que a compõem – sua taxa intrínseca de crescimento *per capita* e sua suscetibilidade ao adensamento, R e a. A capacidade de suporte da população ($K = [R - 1]/a$) é, portanto, uma conseqüência dessas propriedades. A grande vantagem desse ponto de vista é que ele coloca indivíduos e populações em uma perspectiva biológica mais realista. Primeiramente chegam os indivíduos: as taxas de natalidade individuais, as de mortalidade e as suscetibilidades ao adensamento estão sujeitas à seleção natural e evoluem. As populações vêm somente a seguir: a capacidade de suporte de uma população é apenas uma de muitas características que refletem os valores dessas propriedades individuais.

propriedades do modelo mais simples

As propriedades do modelo da Equação 5.12 podem ser observadas na Figura 5.19 (da qual derivou o modelo) e na Figura 5.18 (que mostra uma população hipotética crescendo em tamanho ao longo do tempo, conforme o modelo). A população na Figura 5.18 descreve uma curva em forma de S ao longo do tempo. Como vimos, essa é uma qualidade desejável de um modelo de competição intra-específica. É importante observar, no entanto, que existem muitos outros modelos que também gerariam uma curva desse tipo. A vantagem da Equação 5.12 é a sua simplicidade.

O comportamento do modelo nas proximidades da capacidade de suporte pode ser melhor observado na Figura 5.19. Quando o tamanho populacional é inferior a K, ela aumenta de tamanho; quando o tamanho é superior a K, o tamanho populacional declina; no K, a população nem aumenta, nem diminui. A capacidade de suporte, portanto, é um equilíbrio estável para a população, e o modelo exibe as propriedades reguladoras em geral características da competição intra-específica.

5.8.2 Que *tipo* de competição?

Ainda não está claro, no entanto, exatamente que tipo ou amplitude de competição este modelo é capaz de descrever. Isso pode ser explorado estabelecendo a relação entre os valores k e o log N (como na Seção 5.6). Em cada geração, o número potencial de indivíduos produzidos (ou seja, o número que seria produzido se não houvesse competição) é $N_t R$. O número real produzido (isto é, o número que sobrevive aos efeitos da competição) é $N_t R/(1 + aN_t)$.

A Seção 5.6 demonstrou que:

$$k = \log\,(\text{número produzido}) - \log\,(\text{número de sobreviventes}) \qquad (5.13)$$

Assim, no caso presente:

$$k = \log N_t R - \log N_t R/(1 + aN_t), \qquad (5.14)$$

ou, simplificando:

$$k = \log\,(1 + aN_t). \qquad (5.15)$$

A Figura 5.20 mostra algumas representações gráficas de k em função de $\log_{10} N_t$, com a inserção no modelo de uma diversidade de valores de a. Em todos os casos, a inclinação do gráfico se aproxima do valor 1 e, finalmente, o alcança. Em outras palavras, a dependência da densidade começa sempre com uma subcompensação e, depois, para valores mais altos de N_t, compensa perfeitamente. Portanto, o modelo é limitado quanto ao tipo de competição que é capaz de produzir, e tudo o que podemos dizer até o momento é que *este tipo* de competição leva a uma regulação de populações muito fortemente controlada.

5.8.3 Atrasos no tempo

Uma modificação simples que pode ser feita é flexibilizar a premissa de que as populações respondem instantaneamente às mudanças em sua própria densidade, ou seja, que a densi-

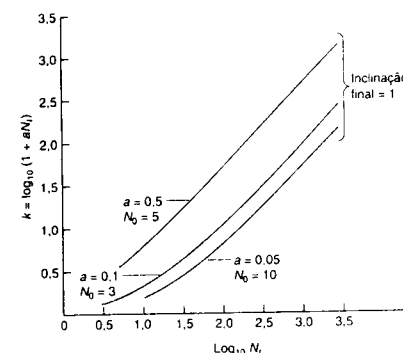



FIGURA 5.20 Competição intra-específica inerente à Equação 5.13. A inclinação final de k em função de $\log_{10} N_t$ é a unidade (compensação exata), independentemente da densidade inicial N_0 ou da constante a (= $[R - 1]/K$).

dade atual determina a quantidade de recurso disponível para uma população e isto, por sua vez, determina a taxa de reprodução líquida dentro da população. Suponhamos, em vez disso, que a quantidade de recurso disponível é determinada pela densidade em um intervalo de tempo prévio. Tomando um exemplo específico, a quantidade de plantas herbáceas em um campo na primavera (o recurso disponível para o gado) pode ser determinada pelo nível de pastejo (e, portanto, a densidade do gado) no ano anterior. Nesse caso, a própria taxa de reprodução dependerá da densidade em um intervalo de tempo anterior. Assim, como nas Equações 5.7 e 5.12:

$$N_{t+1} = N_t \times \text{taxa de reprodução}, \qquad (5.16)$$

A Equação 5.12 pode ser modificada para:

$$N_{t+1} = \frac{N_t R}{1 + aN_{t-1}}. \qquad (5.17)$$

atrasos no tempo provocam flutuações nas populações

Observa-se um atraso no tempo na resposta da população à sua própria densidade, causada por um atraso na resposta de seus recursos. Esse comportamento do modelo modificado é o seguinte:

$R < 1{,}33$: aproxima-se diretamente do equilíbrio estável;

$R > 1{,}33$: oscilações amortecidas na direção de tal equilíbrio.

Comparativamente, a Equação 5.12 original sem um atraso no tempo deu origem a uma aproximação direta ao equilíbrio, para todos os valores de R. O atraso no tempo provocou flutuações no modelo e pode-se supor que tenha efeitos desestabilizadores similares sobre populações reais.

5.8.4 Incorporação de uma gama de competições

Um modelo de importância muito mais geral pode ser obtido por uma simples modificação da Equação 5.12. Tal modificação foi sugerida originalmente por Maynard Smith e Slatkin (1973) e discutida em detalhe por Bellows (1981). Alterada, a equação fica assim:

$$N_{t+1} = \frac{N_t R}{1 + (aN_t)^b}. \qquad (5.18)$$

A justificativa dessa modificação pode ser observada pelo exame de algumas das propriedades do modelo revisado. A Figura 5.21, por exemplo, mostra representações gráficas de k em relação ao log N_t, de forma análoga às da Figura 5.20: k é agora $\log_{10}(1 + [aN_t]^b)$. A inclinação da curva, em vez de aproximar-se de 1, como fazia antes, aproxima-se agora do valor tomado por b na Equação 5.18. Assim, por meio da escolha de valores aproximados, o modelo pode ilustrar a subcompensação ($b < 1$), a compensação perfeita ($b = 1$), a sobrecompensação do tipo desordenado ($b > 1$) ou mesmo a dependência da densidade ($b = 0$). Esse modelo tem a generalidade que falta na Equação 5.12, com o valor de b determinando o tipo de dependência da densidade que está sendo incorporado.

o padrão dinâmico? ele é R e b

Outra qualidade desejável que a Equação 5.18 compartilha com outros modelos adequados é a capacidade de esclarecer o mundo real. Graças à análise sensível da dinâmica de populações gerada pela equação, é possível tirar conclusões cautelosas a res-

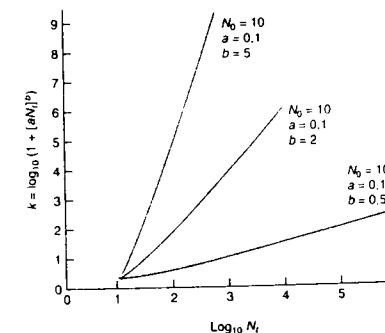



FIGURA 5.21 Competição intra-específica inerente à Equação 5.19. A inclinação final é igual ao valor b na equação.

peito da dinâmica de populações naturais. O método matemático pelo qual esta e outras equações podem ser examinadas foi descrito e discutido por May (1975a), mas os resultados da análise (Figura 5.22) podem ser apreciados sem estender-se na análise propriamente dita. A Figura 5.22b apresenta os diferentes padrões de crescimento e dinâmica de populações que a Equação 5.18 pode gerar. A Figura 5.22a expõe as condições sob as quais cada um desses padrões ocorre. Observe primeiro que o padrão de dinâmica depende de dois aspectos: (i) *b*, o tipo exato de competição ou de dependência da densidade; e (ii) *R*, a taxa de reprodução líquida efetiva (levando em conta a mortalidade independente da densidade). Por outro lado, *a* não determina o tipo de padrão, mas apenas o nível em que ocorrem as flutuações.

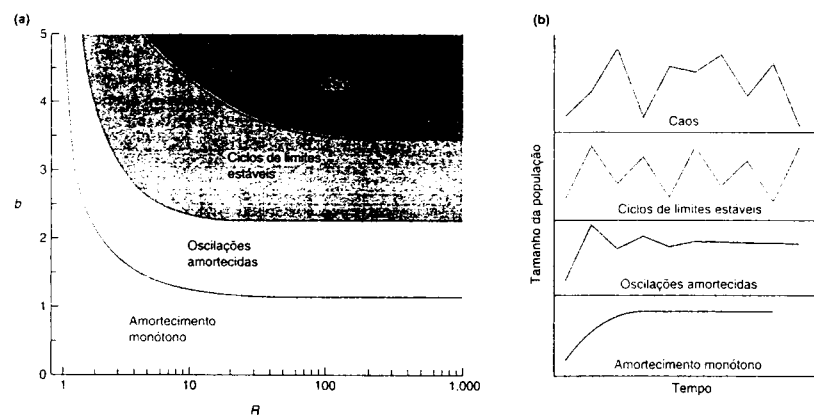
Como mostra a Figura 5.22a, os valores baixos de *b* e/ou *R* levam a populações que se aproximam do seu tamanho de equilíbrio sem flutuar em absoluto ("amortecimento monótono"). Isso já havia sido insinuado na Figura 5.18. Nela, uma população que se comportava em conformidade com a Equação 5.12 se aproximava diretamente do equilíbrio, independentemente do valor de *R*. A Equação 5.12 é um caso especial da Equação 5.18, em que $b = 1$ (compensação perfeita); a Figura 5.22a confirma que, para $b = 1$, o amortecimento monótono é a regra, seja qual for a taxa de reprodução líquida efetiva.

À medida que os valores de *b* e/ou *R* aumentam, o comportamento da população passa primeiramente por oscilações amortecidas, que se aproximam de forma gradual do equilíbrio, e depois por "ciclos de limites estáveis", em que a população flutua ao redor de um nível de equilíbrio, revisitando cada vez os mesmos dois, quatro ou até mais pontos. Por fim, com valores elevados de *b* e *R*, a população flutua de uma maneira aparentemente irregular e caótica.

5.8.5 Caos

Assim, um modelo construído sobre a base de um processo dependente da densidade e supostamente regulador (competição intra-específica) pode levar a uma ampla gama de dinâmicas de populações. Se uma população-modelo tem uma taxa de reprodução líquida fundamental moderada (e não é exagerada a capacidade de deixar 100 [= *R*] indivíduos para a geração seguinte em um ambiente sem competição) e uma reação dependente da densidade que sobrecompensa mesmo de forma moderada, então, longe de ser estável, o seu número de indivíduos pode flutuar amplamente sem a ação de qualquer fator extrínseco. O significado biológico disto é a forte indicação de que, mesmo em um ambiente totalmente constante e previsível, as qualidades intrínsecas de uma população e de seus indivíduos podem, por si só, originar uma dinâmica com flutuações amplas e talvez até caóticas. As conseqüências da competição intra-específica evidentemente não estão limitadas à "regulação altamente controlada".

Isso nos leva a duas conclusões importantes. A primeira é que os atrasos no tempo, as elevadas taxas de reprodução e a dependência sobrecompensadora da densidade são capazes (sozinhas ou em combinação) de produzir todos os tipos de flutuações na densidade da população, sem invocar qualquer causa extrínseca. A segunda, igualmente importante, é que este fato se tornou aparente por meio da análise de modelos matemáticos.

Mesmo os sistemas ecológicos simples podem conter a semente do caos. O reconhecimento desse fato fez com que o caos se tornasse um tópico de interesse por parte dos ecólogos (Schaffer e Kot, 1986; Hastings *et al.*, 1993; Perry *et al.*, 2000). Uma exposição detalhada do caos não é apropriada aqui, mas alguns pontos-chave devem ser compreendidos.

1. O termo "caos" pode ser enganoso, se utilizado para indicar uma flutuação sem absolutamente nenhum padrão discernível. A dinâmica caótica não consiste em uma seqüência de números aleatórios. Ao contrário, existem testes (embora nem sempre seja fácil colocá-los em prática) concebidos para distinguir flutuações caóticas de aleatórias ou de outros tipos.
2. As flutuações em sistemas ecológicos caóticos ocorrem entre densidades superiores e inferiores definíveis. Assim, no modelo de competição intra-específica que discutimos, a idéia de "regulação" não está totalmente afastada, inclusive na região caótica.
3. Entretanto, de maneira distinta do comportamento de sistemas verdadeiramente regulados, as trajetórias de duas populações similares em um sistema caótico não tenderão a convergir ("ser atraídas para") na mesma densidade de equilíbrio ou no mesmo ciclo-limite (ambos são atratores "simples"). O comportamento de um sistema caótico, ao contrário, é governado por um "atrator estranho". Inicialmente, as trajetórias muito similares divergirão entre si de modo exponencial com o tempo: os sistemas caóticos exibem uma "sensibilidade extrema às condições iniciais".
4. Portanto, o comportamento futuro, de longo prazo, de um sistema caótico é impossível de prever, e a previsão torna-se progressivamente inexata à medida que avançamos para o futuro. Mesmo que tenhamos observado o sistema em um estado anterior determinado – e saibamos com exatidão o que aconteceu posteriormente da última vez –, diferenças iniciais diminutas (talvez imensuráveis) aumentarão de maneira progressiva, e a experiência passada terá cada vez menos valor.

A ecologia tem como objetivo ser uma ciência preditiva. Os sistemas nos colocam diante de alguns dos desafios mais difíceis para alcançar tal objetivo. Por isso, há um interesse compreensível em responder à pergunta: "Quão freqüentes são os sistemas caóticos, se alguma vez o são?" No entanto, as tentativas para responder a essa pergunta, embora com resultados esclarecedores, não têm sido definitivas.

As tentativas mais recentes para detectar o caos em sistemas ecológicos baseiam-se em um avanço matemático conhecido como *teorema de Taken*. Segundo ele, no contexto de ecologia, mesmo quando um sistema compreende muitos elementos interativos, as suas características (se ele é caótico, etc.) podem ser deduzidas a partir de uma seqüência temporal de abundâncias de apenas um desses elementos (p. ex., uma espécie). Isso é denominado "reconstrução do atrator". De modo mais específico: imaginemos, por exemplo, que o comportamento de um sistema é determinado por interações entre quatro elementos (para simplificar, quatro espécies). Primeiramente, expressa-se a abundância de apenas uma dessas espécies no tempo *t*, N_t, como uma função da seqüência de abundâncias em quatro momentos anteriores sucessivos: N_{t-1}, N_{t-2}, N_{t-3}, N_{t-4} (o mesmo número de "atrasos" quantos são os elementos do sistema original). O atrator desse sistema atrasado de abundâncias é, então, uma reconstrução precisa do atrator do sistema original, que determina suas características.

Na prática, isso significa tomar uma seqüência de abundâncias de, digamos, uma espécie e encontrar o modelo "melhor", em termos estatísticos, para prever *Nt* como uma função de abundâncias atrasadas e, depois, investigar esse atrator reconstruído como um meio de investigar a natureza da dinâmica do sistema subjacente. Infelizmente, as seqüências ecológicas de tempo (comparadas, digamos, com as da física) são particularmente curtas e ruidosas. Assim, os métodos para identificar o modelo "melhor" e aplicar o teorema de Taken, e em geral para identificar o caos em ecologia, têm sido "o foco de contínuos debates e refinamentos metodológicos (Bjørnstad e Grenfell, 2001). Em vista disso, qualquer sugestão de um método adequado em um livro-texto, como este, está quase certamente fadada a se tornar obsoleta já na primeira leitura.

Apesar dessas dificuldades técnicas, no entanto, e a despeito de demonstrações ocasionais de caos aparente em ambientes artificiais de laboratório (Constantino et al., 1997), é crescente o consenso segundo o qual o caos não é um padrão dominante na dinâmica de sistemas ecológicos naturais. Por isso, uma tendência tem sido procurar entender por que o caos pode *não* ocorrer na natureza, apesar de ser gerado facilmente por modelos ecológicos. Por exemplo, Fussmann e Heber (2002) examinaram populações-modelo inseridas em teias alimentares e verificaram que, à medida que as teias adquiriam mais características observadas na natureza (ver Capítulo 20), o caos se tornava menos provável.

Desse modo, a importância potencial do caos em sistemas ecológicos é clara. A partir de um ponto de vista fundamental, precisamos avaliar que, se tivermos um sistema relativamente simples, apesar disso ele pode gerar uma dinâmica caótica complexa; e que, se observarmos uma dinâmica complexa, a explicação subjacente pode, todavia, ser simples. Do ponto de vista aplicado, se a ecologia deve tornar-se uma ciência preditiva e manipulativa, então necessitamos conhecer o grau com que a previsão a longo prazo é ameaçada por uma das características mais distintivas do caos – a sensibilidade extrema às condições iniciais. Contudo, a pergunta prática chave – "o quão comum é o caos?" – permanece em grande parte sem resposta.

5.9 Reprodução contínua: a equação logística

O modelo construído e discutido na Seção 5.8 era apropriado para populações com estações de reprodução discretas e, portanto, pode ser descrito por equações que crescem em passos discretos, isto é, por equações "em diferenças". No entanto, tais modelos não são apropriados para aquelas populações em

FIGURA 5.22 (a) Gama de flutuações das populações (mostradas também em (b)) geradas pela Equação 5.19, com inserção de diferentes combinações de *b* e *R* (segundo May, 1975a; Bellows, 1981).

que os nascimentos e mortes são contínuos. Estas são melhor descritas por modelos de crescimento contínuo ou equações "diferenciais", que serão considerados a seguir.

A taxa líquida de aumento de uma população desse tipo será indicada por dN/dt (que se lê "dN por dt"). Isso representa a "velocidade" com que uma população aumenta de tamanho, N, à medida que passa o tempo, t. O aumento de tamanho da população como um todo é a soma das contribuições dos vários indivíduos que a compõem. Assim, a taxa média de aumento por indivíduo, ou a "taxa de aumento *per capita*", é fornecida por $dN/dt\,(1/N)$. Porém, já vimos na Seção 4.7 que, na ausência de competição, essa é a definição da "taxa intrínseca de aumento natural", r. Assim,

$$\frac{dN}{dt}\left(\frac{1}{N}\right) = r \qquad (5.19)$$

e:

$$\frac{dN}{dt} = rN. \qquad (5.20)$$

A Figura 5.23 mostra uma população aumentando em tamanho sob a influência da Equação 5.20, com $r > 0$. Não é surpresa que se produza um aumento ilimitado "exponencial". De fato, a Equação 5.20 é a forma contínua da Equação 5.8 exponencial em diferenças e, conforme discutido na Seção 4.7, r é simplesmente $\log_e R$. (Leitores com bons conhecimentos matemáticos observarão que a Equação 5.20 pode ser obtida derivando-se a Equação 5.8.) R e r são claramente medidas do mesmo conceito: "natalidade mais sobrevivência" ou "natalidade menos mortalidade"; a diferença entre R e r é meramente uma mudança de moeda.

Para dar realismo, a competição intra-específica deve obviamente ser adicionada à Equação 5.20. Isso pode ser alcançado de modo mais simples por um método exatamente equivalente ao utilizado na Figura 5.19, dando origem a:

$$\frac{dN}{dt} = rN\left(\frac{K-N}{K}\right). \qquad (5.21)$$

Esta é conhecida como equação logística (criada por Verhulst, 1838). A Figura 5.23 mostra uma população crescendo em tamanho sob a influência desta equação.

A equação logística é o equivalente contínuo da Equação 5.12 e, por isso, possui todas as características essenciais e todas as deficiências que esta apresenta. A equação 5.12 descreve uma curva de crescimento sigmoidal que se aproxima de uma capacidade de suporte estável, mas é apenas uma das muitas equações razoáveis que fazem isso. Sua principal vantagem é a simplicidade. Além disso, enquanto era possível incorporar uma gama de intensidades competitivas à Equação 5.12, isto não é fácil de conseguir com a equação logística. Por isso, a logística está fadada a ser um modelo de dependência da densidade perfeitamente compensadora. Todavia, apesar dessas limitações, ela será um componente integral dos modelos usados nos Capítulos 8 e 10, e desempenhou um papel central no desenvolvimento da ecologia.

FIGURA 5.23 Aumento exponencial (— — —) e sigmoidal (· · · ·) da densidade (*N*) com o tempo, para modelos de reprodução contínua. A equação logística é a que dá o aumento sigmoidal.

5.10 Diferenças individuais: competição assimétrica

5.10.1 Desigualdades de tamanho

Até agora, nos concentramos no que acontece com a população como um todo ou com o indivíduo médio que a representa. Indivíduos diferentes, entretanto, podem responder à competição intra-específica de maneiras diferentes. A Figura 5.24 mostra os resultados de um experimento em que o linho (*Linum usitatissimum*) foi semeado com três densidades e colhido em três etapas de desenvolvimento, registrando o peso de cada planta. Isso permitiu monitorar os efeitos da competição crescente não apenas como resultado das variações da densidade de semeadura, mas também como resultado do crescimento das plantas (entre a primeira e a última colheita). Quando a competição intra-específica foi menos intensa (na menor densidade de colheita após somente duas semanas de crescimento), os pesos individuais das plantas se distribuíram de forma simétrica ao redor da média. Contudo, quando a competição foi mais intensa, a distribuição ficou bastante deslocada para a esquerda: havia muitos indivíduos pequenos e poucos indivíduos grandes. À medida que a intensidade da competição aumentava gradualmente, o grau de assimetria da distribuição também aumentava. O decréscimo do tamanho – mas o aumento da assimetria em tamanho – também se considera associado ao aumento da densidade (e presumivelmente da competição) do bacalhau (*Gadus morhua*), vivendo ao longo da costa da Noruega (Figura 5.25).

De maneira geral, podemos dizer também que uma maior competição aumenta o grau de desigualdade dos tamanhos dentro da população, isto é, o grau com que a biomassa total se distribui desigualmente entre os diferentes indivíduos (Weiner, 1990). Resultados bastante semelhantes têm sido obtidos em algumas outras populações de animais (Uchmanski, 1985) e plantas (Uchmanski, 1985; Weiner e Thomas, 1986). Em geral, as populações submetidas à competição mais intensa têm a maior desigualdade de tamanhos e com freqüência exibem uma distribuição de tamanhos com muitos indivíduos pequenos e poucos indivíduos grandes. Evidentemente, é possível que a caracterização de uma população por meio de um indivíduo "médio" arbitrário seja muito enganosa em tais circunstâncias e pode desviar a atenção do fato de que a competição intra-específica é uma força que afeta os indivíduos, embora seus efeitos possam muitas vezes ser detectados na população como um todo.

FIGURA 5.24 Competição e distribuição assimétrica dos pesos das plantas. Distribuições de freqüência dos pesos das plantas individuais em populações de linho (*Linum usitatissimum*) semeadas em três densidades e colhidas com três idades diferentes. A barra preta é o peso médio (segundo Obeid *et al.*, 1967).

5.10.2 Apropriação de recursos

Uma indicação sobre o modo com que a competição pode exagerar as desigualdades subjacentes em uma população provém de observações de uma população natural adensada de *Impatiens pallida*, espécie vegetal anual do sudeste da Pensilvânia. Por um período de oito semanas, o crescimento foi muito mais rápido em plantas grandes do que em pequenas – na realidade, as plantas pequenas não cresceram totalmente (Figura 5.26a). Isto aumentou de maneira significativa a desigualdade de tamanhos dentro da população (Figura 5.26b). Assim, quanto menor o tamanho inicial de uma planta, mais ela era afetada pelas vizinhas. As plantas estabelecidas antes se apropriaram do espaço ou o "capturaram"; subseqüentemente, foram pouco afetadas pela competição intra-específica. As plantas que emergiram mais tarde penetraram em um universo cuja maior parte do espaço disponível já estava ocupada; por isso, elas foram bastante afetadas por competição intra-específica. A competição foi assimétrica: houve uma hierarquia. Alguns indivíduos foram muito mais afetados do que outros e, oito semanas mais tarde, pequenas diferenças iniciais foram transformadas por competição em diferenças muito maiores.

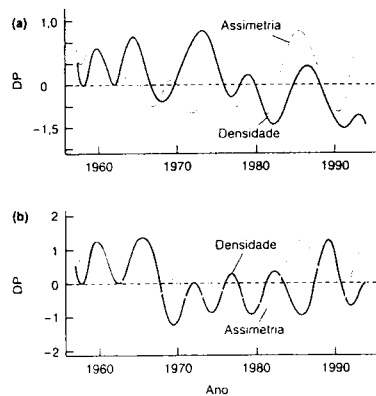



FIGURA 5.25 Valores de assimetria (na distribuição de freqüência de comprimentos) e densidade (a) e de assimetria e comprimento médio (b) são expressos como desvios-padrão dos valores médios nos anos 1957 a 1994, para o bacalhau (*Gadus morhua*), de Skagerrak, ao longo da costa da Noruega. Apesar das acentuadas flutuações de ano para ano (resultantes, a maioria, de variações meteorológicas), a assimetria foi claramente maior em densidades mais altas ($r = 0{,}58$, $P < 0{,}01$), quando os comprimentos foram menores ($r = -0{,}45$, $P < 0{,}05$), isto é, quando a competição foi mais intensa (segundo Lekve *et al.*, 2002).

Se a competição é assimétrica porque os competidores superiores se apropriam dos recursos, então é mais provável que ela seja assimétrica quando ocorre por recursos mais sujeitos a serem apropriados. Especificamente, pode-se esperar que a competição das plantas pela luz, em que um competidor superior pode sobrepujar e sombrear um inferior, seja mais útil à apropriação de recurso do que a competição por nutrientes ou água do solo, em que as raízes, inclusive de um competidor inferior, terão um acesso mais imediato do que as raízes de seus superiores a pelo menos alguma parte dos seus recursos disponíveis. Essa expectativa é confirmada pelos resultados de um experimento em que indivíduos de ipoméia (*Ipomoea tricolor*) foram cultivados de diferentes maneiras: cada planta no seu vaso ("sem competição"); cada planta enraizada em um vaso, mas com seus caules entrelaçados em uma única estaca ("caules competindo"); várias plantas enraizadas no mesmo vaso, mas com seus caules crescendo isoladamente em suas estacas ("raízes competindo"); várias plantas enraizadas no mesmo vaso e com seus caules entrelaçados na mesma estaca ("caules e raízes competindo") (Figura 5.27). Embora a competição das raízes fosse mais intensa do que a dos caules, pois ela provocou um decréscimo muito maior no peso médio das plantas individuais, foi a competição dos caules pela luz que levou a um aumento muito maior da desigualdade de tamanhos.

As distribuições assimétricas representam uma das possíveis manifestações de competição assimétrica e hierárquica, mas existem muitas outras. Ziemba e Collins (1999), por exemplo, estudaram a competição entre salamandras larvais (*Ambystoma tigrinum nebulosum*), que se mantiveram ou isoladas, ou agrupadas com competidores. O tamanho das larvas sobreviventes maiores não foi afetado pela competição ($P = 0{,}42$), mas as larvas menores ficaram muito menores ($P < 0{,}0001$). Isso enfatiza que a competição intra-específica não só é capaz de exagerar as diferenças individuais, mas também é fortemente afetada por tais diferenças individuais.

Em uma escala temporal muito mais longa, a competição assimétrica foi observada em uma população da planta herbácea perene *Anemone hepatica*, na Suécia (Figura 5.28) (Tamm, 1956). Apesar das plântulas que passaram a fazer parte da população em 1943 e 1952, é evidente que o fator mais importante na determinação dos indivíduos sobreviventes até 1956 foi se eles estabeleceram-se ou não em 1943. Dos 30 indivíduos que alcançaram um tamanho grande ou intermediário em 1943, 28 sobreviveram até 1956, e alguns deles ramificaram. Por outro lado, das 112 plantas que eram pequenas em 1943 ou que apareceram posteriormente como plântulas, apenas 26 sobreviveram até 1956, e nenhuma delas ficou suficientemente estabelecida para florescer. Em populações de árvores, podem ser observados padrões semelhantes. As taxas de sobrevivência, as taxas de natalidade e, portanto, a eficácia biológica dos poucos adultos estabelecidos são altas; os valores das numerosas plântulas e árvores jovens são comparativamente baixos.

Tais considerações ilustram um ponto importante e geral: as assimetrias tendem a reforçar os poderes reguladores da competição intra-específica. As plantas estabelecidas por Tamm tiveram êxito como competidoras ano após ano, mas as plantas pequenas e as plântulas fracassaram repetidamente. Assim, ficou garantida uma constância aproximada no número de plantas estabelecidas entre 1943 e 1956. A cada ano havia um número quase constante de "vencedores", acompanhado por um número variável de "predadores", que não somente não cresciam, mas em geral, no devido tempo, acabavam morrendo.

A territorialidade é um fenômeno particularmente importante e propagado que resulta em competição intra-específica assimétrica. Ela ocorre quando existe interferência ativa entre indivíduos, de maneira que uma área mais ou menos exclusiva, o território, é defendida contra os intrusos mediante um padrão de comportamento reconhecível.

Os indivíduos de uma espécie territorial que são incapazes de obter um território com freqüência não prestam qualquer contribuição às gerações futuras. Portanto, a territorialidade é "torneio". Existem vencedores (os que conseguem dominar um território) e perdedores (os que não conseguem), e a todo momento pode haver apenas um número limitado de vencedores. O número exato de territórios (vence-

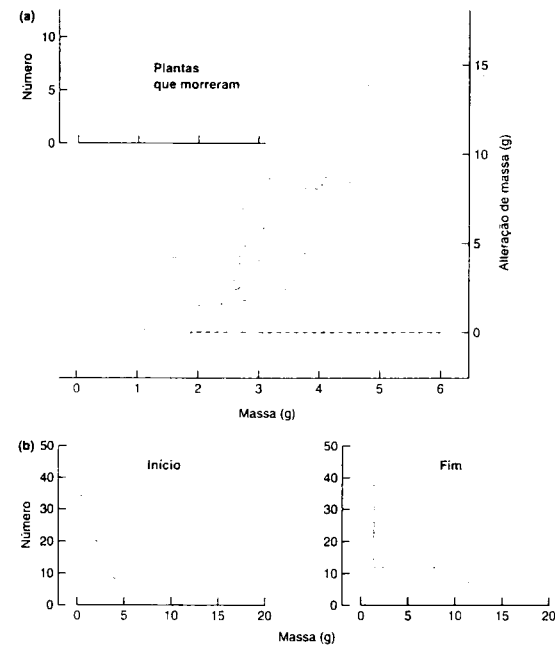



FIGURA 5.26 Competição assimétrica em uma população natural de *Impatiens pallida*. (a) Aumento de massa de sobreviventes de tamanhos diferentes, em um período de oito semanas, e distribuição dos tamanhos iniciais dos indivíduos que morreram durante o mesmo período. O eixo horizontal é o mesmo em cada caso. (b) Distribuição dos pesos individuais no início (coeficiente de Gini, uma medida de desigualdade, 0,39) e no final do período (coeficiente de Gini, 0,48) (segundo Thomas e Weiner, 1989).

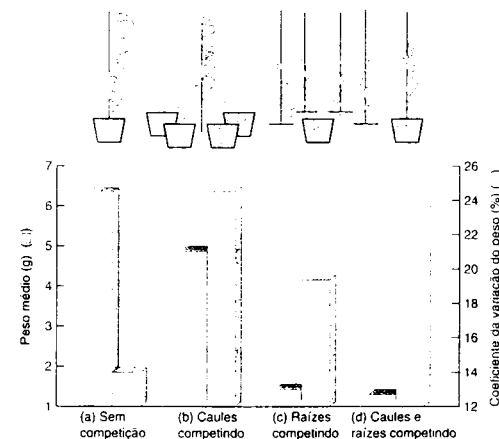



FIGURA 5.27 Quando os indivíduos de ipoméia competiram, a competição das raízes foi mais eficaz na redução do peso médio das plantas (todas as comparações entre os tratamentos foram significativamente distintas; $P < 0{,}01$, exceto em [c] com [d]), mas a competição entre os caules foi mais eficaz no aumento do grau de desigualdade de tamanhos, medido pelo coeficiente de variação do peso (diferenças significativas entre os tratamentos [a] e [b], com $P < 0{,}05$, e entre [a] e [d], com $P < 0{,}01$) (segundo Weiner, 1986).

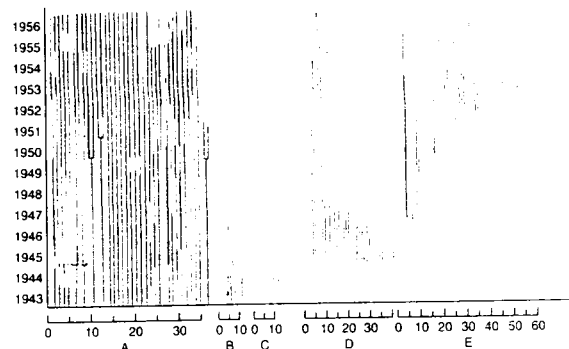



FIGURA 5.28 Apropriação do espaço por uma planta perene, *Anemone hepatica*, em uma floresta da Suécia. Cada linha representa um indivíduo: linhas retas contínuas, para indivíduos não-ramificados; linhas ramificadas, se a planta teve ramificação; linhas grossas, se a planta floresceu; linhas tracejadas, se a planta não foi observada no ano em questão. As do grupo A estavam vivas e eram grandes em 1943; as do grupo B estavam vivas e eram pequenas em 1943; as do grupo C apareceram em 1944; as do grupo D apareceram em 1945; e as do grupo E apareceram depois, presumivelmente a partir de plântulas (segundo Tamm, 1956).

dores) em geral é um tanto indeterminado em um certo ano e certamente varia de ano para ano, dependendo das condições ambientais. Contudo, a natureza de disputa da territorialidade assegura, como o que geralmente faz a competição assimétrica, uma constância comparativa no número de indivíduos sobreviventes e reprodutores. Por esse motivo, uma conseqüência importante da territorialidade é a regulação populacional ou, mais particularmente, a regulação do número de dominantes de um território. Assim, quando os proprietários de um território morrem, ou são removidos experimentalmente, seus lugares costumam ser logo ocupados por recém-chegados. Por exemplo, em populações do chapim-real (*Parus major*), os territórios florestais vagos são reocupados por aves procedentes de vegetações arbustivas onde o êxito reprodutivo é sensivelmente menor (Krebs, 1971).

Alguns autores consideram que as conseqüências reguladoras da territorialidade deviam ser as causas em que se baseia a evolução do comportamento territorial – a territorialidade sendo favorecida porque a população como um todo saía beneficiada pelos efeitos do racionamento, uma garantia de que a população não sobre-exploraria seus recursos (p. ex., Wynne – Edwards, 1962). Todavia, existem razões poderosas e fundamentais para rejeitar essa explicação de "seleção de grupo" (essencialmente, estende a teoria evolutiva mais além dos limites razoáveis): a causa final da territorialidade deve ser buscada dentro dos domínios da seleção natural, em alguma vantagem que possa resultar para o indivíduo.

Naturalmente, qualquer benefício que um indivíduo obtenha da territorialidade deve ser confrontado com os custos para defender o território. Em alguns animais, essa defesa implica um combate violento entre competidores, e em outros há um reconhecimento muito mais sutil dos competidores, mediante sinais de alerta (p. ex., canto ou odor). Mesmo quando as chances de dano físico são mínimas, os animais territoriais em geral gastam energia para patrulhar e marcar seus territórios; esses custos energéticos devem ser menores do que os benefícios, se a territorialidade é favorecida pela seleção natural (Davis e Houston, 1984; Adams, 2001).

Praw e Grant (1999), por exemplo, investigaram os custos e os benefícios ao peixe ciclídeo *Archocentrus nigrofasciatus* para defender territórios alimentares de tamanhos diferentes. À medida que o tamanho do território aumentou, a quantidade de alimento consumido pelo seu defensor aumentou (o benefício; Figura 5.29a), mas a freqüência de perseguição aos intrusos (o custo; Figura 5.29b) também aumentou. A evolução deveria favorecer um tamanho territorial intermediário em que o balanço (*trade-off*) entre custos e benefícios fosse otimizado, e onde os defensores alcançassem realmente a maior taxa de crescimento (Figura 5.29c).

Por outro lado, a explicação da territorialidade em termos de um benefício líquido para o proprietário do território vem a ser como a história sempre escrita pelos vencedores. Existe outra questão, possivelmente mais ardilosa, que parece não ter sido respondida – não seriam mais beneficiados os indivíduos sem um território se desafiassem com mais freqüência e determinação os proprietários do território?

Naturalmente, descrever territorialidade apenas em termos de "vencedores" e "vencidos" é uma simplificação excessiva. Em geral, existem os primeiros, os segundos e uma gama de prêmios de consolação – nem todos os territórios são de igual valor. Isso tem sido demonstrado, de uma maneira extraordinariamente significativa, em um estudo com ostreiros (*Haematopus ostralegus*) na costa holandesa, onde os pares de aves defendem tanto os territórios para nidificação no marisma como os territórios para alimentação nas terras lamacentas das praias (Ens et al., 1992). Para algumas aves ("residentes"), o território para alimentação é apenas uma extensão do territó-

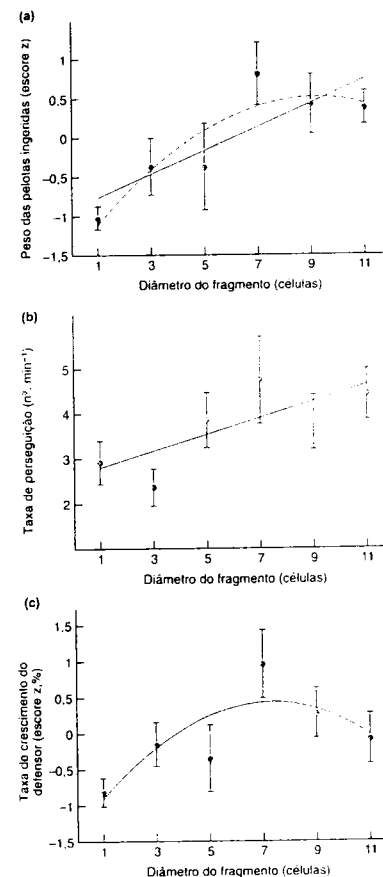



FIGURA 5.29 Tamanho territorial ótimo para o peixe ciclídeo *Archocentrus nigrofasciatus*. (a) À medida que o tamanho do fragmento (território) aumentou, a quantidade de alimento ingerido por um defensor (escore z padronizado) também aumentou, mas nivelado aos tamanhos maiores (linha contínua, regressão linear: $r^2 = 0,27$, $P = 0,002$; linha tracejada, regressão quadrática: $r^2 = 0,33$, $P = 0,003$). À medida que o tamanho do fragmento (território) aumentou, a taxa de perseguição dos defensores do território aumentou (regressão linear: $r^2 = 0,68$, $P < 0,0001$). (c) À medida que o tamanho do fragmento (território) aumentou, a taxa de crescimento dos defensores do território (escore z padronizado) tornou-se a mais alta em territórios de tamanho intermediário (regressão quadrática: $r^2 = 0,22$, $P = 0,028$) (segundo Praw e Grant, 1999).

rio para nidificação: eles formam uma unidade espacial. No entanto, para outros pares ("com saltos"), o território para nidificação é continental e, portanto, fica separado espacialmente do território para alimentação (Figura 5.30a). Os descendentes emancipados são muitos mais numerosos nos pares residentes do que nos saltadores (Figura 5.30b), pois os primeiros entregam muito mais alimento aos seus filhotes (Figura 5.30c). Desde a mais tenra idade, os filhotes residentes acompanham seus pais às terras lamacentas das praias, ingerindo cada presa tão logo ela é capturada. Por outro lado, os filhotes saltadores ficam presos em seu território para nidificação antes de poder voar; todo seu alimento é transportado por vôo. É muito melhor ter um território que possibilite atuar como um residente do que um que exige atuar como um saltador.

5.12 Auto-atenuação (*self-thinning*)

Ao longo deste capítulo, vimos que a competição intra-específica pode influenciar no número de mortes, no número de nascimentos e no grau de crescimento dentro de uma população. Em geral, isso tem sido ilustrado considerando os resultados finais da competição. Porém, na prática, os efeitos são muitas vezes progressivos. À medida que uma coorte amadurece, os indivíduos crescem em tamanho, suas necessidades crescem e, por conseqüência, eles competem cada vez com maior intensidade. Por sua vez, isto tende a aumentar de modo gradual seu risco de morrer. Todavia, se alguns indivíduos morrem, ocorre então um decréscimo da densidade e da intensidade de competição – que afeta o crescimento, que afeta a competição, que afeta a sobrevivência, que afeta a densidade, e assim por diante.

5.12.1 Linhas dinâmicas de atenuação

Os padrões que emergem nas coortes de indivíduos em crescimento e adensadas foram originalmente o foco de atenção especial em populações vegetais. Por exemplo, o azevém perene (*Lolium perenne*) foi semeado em diferentes densidades, e as amostras de cada densidade foram colhidas após 14, 35, 76, 104 e 146 dias (Figura 5.31a). A Figura 5.31a tem os mesmos eixos logarítmicos – densidade e peso médio das plantas – que a Figura 5.1, mas é mais importante avaliar as diferenças entre ambas. Na Figura 5.14, cada linha representava uma relação produção-densidade separada para diferentes idades de uma coorte. Os pontos sucessivos ao longo de uma linha representavam diferentes densidades iniciais de semeadura. Na Figura 5.31, cada linha representa uma densidade de semeadura diferente, e os pontos sucessivos ao longo de uma linha representam populações com a mesma densidade inicial de semeadura, mas em idades diferentes. Portanto, as linhas são trajetórias que seguem uma coorte através do tempo. Isso está indicado por setas, que partem de muitos indivíduos pequenos e jovens (abaixo, à direita) até poucos indivíduos maiores e mais velhos (acima, à esquerda).

O peso médio das plantas (em uma determinada idade) era sempre maior nas populações com densidade mais baixa (Figura 5.31a). Também ficou claro que as populações com densidade mais alta eram as primeiras a sofrer uma mortalida-

(c)
Alimento entregue (g AFDW)
Tempo de vôo (s)

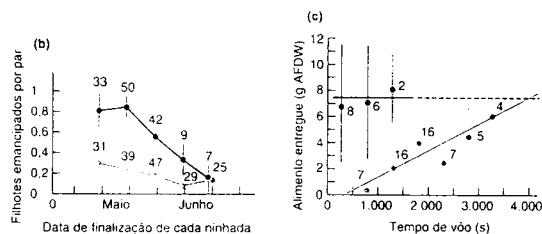
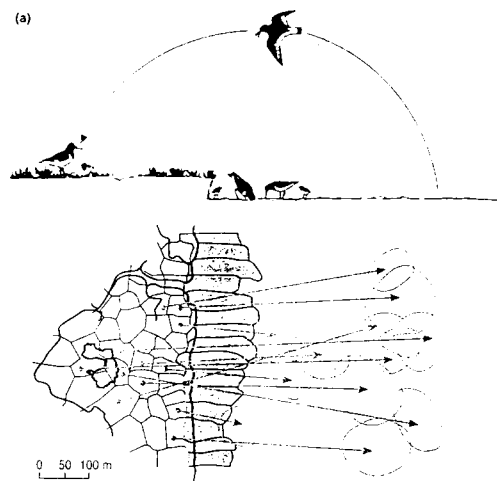



FIGURA 5.30 (a) Uma área costeira na Holanda que proporciona territórios tanto para nidificação quanto para alimentação dos ostreiros. Nos territórios dos "residentes" (sombreado-escuro), as áreas para nidificação e para alimentação são adjacentes, e os filhotes podem ser transportados de uma para outra em uma idade terna. Entretanto, as aves "com saltos" têm territórios separados para nidificação e alimentação (sombreado-claro), e o alimento é transportado por vôo, antes que os filhotes se emancipem. (b) Os residentes (●) proporcionam um número maior de filhotes emancipados do que os saltadores (●). (c) Os residentes (●) entregam mais alimento por cada evento de maré (gramas de peso seco sem resíduo mineral – g AFDW, *ash-free dry weight*) do que os saltadores (●). Estes entregam mais alimento aumentando o esforço (de vôo), mas não conseguem entregar tanto alimento como os residentes (segundo Ens *et al.*, 1992).

de substancial. No entanto, o que chama mais a atenção é que, ao final, em todas as coortes, a densidade diminuía e o peso médio das plantas aumentava de maneira harmônica: as populações progrediam aproximadamente ao longo da mesma linha reta. Diz-se que as populações experimentaram uma auto-atenuação (ou seja, um declínio progressivo da densidade de uma população de indivíduos em crescimento); a linha da qual elas se aproximam e sobre a qual depois progridem é conhecida como uma *linha dinâmica de atenuação* (Weller, 1990).

Quanto mais baixa é a densidade de semeadura, mais tarde começa a auto-atenuação. Em todos os casos, contudo, as populações seguiram inicialmente uma trajetória quase vertical, isto é, apresentaram pouca mortalidade. Após, à medida que se aproximavam da linha de atenuação, as populações sofreram aumento das taxas de mortalidade, de modo que as inclinações de todas as trajetórias de auto-atenuação se aproximaram gradualmente da linha dinâmica de atenuação e então progrediram ao longo dela. Observe também que a Figura 5.31 foi elaborada, segundo a convenção, com o logaritmo da densidade no eixo x e o logaritmo do peso médio no eixo y. Isso não significa que a densidade é a variável independente da qual depende o peso médio. De fato, pode-se argumentar que o peso médio aumenta naturalmente durante o crescimento vegetal e que isso determina o decréscimo da densidade. O enfoque mais satisfatório é aquele em que a densidade e o peso médio são totalmente interdependentes.

a lei da potência de -3/2

Tem sido dito muitas vezes que as populações vegetais (se semeadas em densidades suficientemente elevadas) se aproximam e logo seguem uma linha dinâmica de atenuação. Por muitos anos, tais linhas foram amplamente entendidas como tendo uma inclinação em torno de – 3/2, e a relação foi muitas vezes referida como a "lei da potência de – 3/2" (Yoda *et al.*, 1963; Hutchings, 1983),

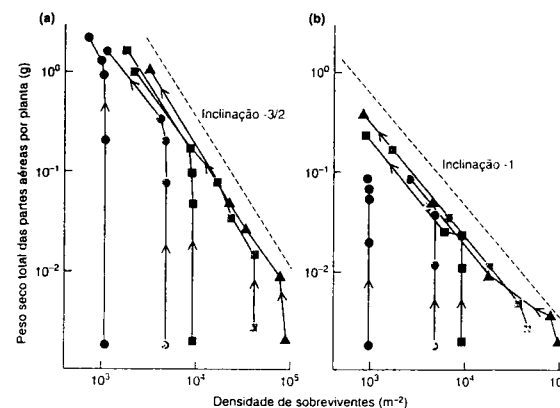



FIGURA 5.31 Auto-atenuação em *Lolium perenne* semeado em cinco densidades: 1.000 (●), 5.000 (●), 10.000 (■), 50.000 (■) e 100.000 (▲) "sementes" m⁻², em: (a) 0% de sombra e (b) 83% de sombra. As linhas unem as populações das cinco densidades de semeadura colhidas em cinco ocasiões sucessivas. Portanto, elas indicam as trajetórias, no tempo, que essas populações teriam seguido. As setas indicam as direções das trajetórias, ou seja, a direção da auto-atenuação. Para mais detalhes, ver texto (segundo Lonsdale e Watkinson, 1983).

uma vez que a densidade (N) está relacionada com o peso médio ($\bar{w}$), segundo a equação:

$$\log \bar{w} = \log c - 3/2 \log N \qquad (5.22)$$

ou

$$\bar{w} = c N^{-3/2} \qquad (5.23)$$

em que c é constante.

Observe, entretanto, que existem problemas estatísticos ao usar as Equações 5.22 e 5.23 para estimar a inclinação da relação (Weller, 1987). Em particular, já que $\bar{w}$ é geralmente estimado como B/N, em que B é a biomassa total por unidade de área, $\bar{w}$ e N estão inevitavelmente correlacionados, e toda a relação entre eles, até certo ponto, é falsa. Por esse motivo, é preferível usar a relação equivalente, que necessita de autocorrelação:

$$\log B = \log c - 1/2 \log N \qquad (5.24)$$

ou

$$B = c N^{-1/2}. \qquad (5.25)$$

5.12.2 Linhas-limites das espécies e populações

De fato, nos vários casos em que a relação biomassa-densidade tem sido documentada, não foi seguida uma única coorte ao longo do tempo, mas sim foram comparadas populações com densidades diferentes (e possivelmente com idades diferentes). Em tais casos, é mais correto falar de uma *linha-limite da espécie* – uma linha além da qual certas combinações de densidade e peso médio não são possíveis para a espécie (Weller, 1990). Já que é possível para uma espécie variar de acordo com o ambiente em que vive, na verdade, a sua linha-limite abrangerá toda uma série de linhas-limites das *populações*, cada uma das quais define os limites de uma população particular da espécie em questão em um ambiente específico (Sackville Hamilton et al., 1995).

Assim, uma população com auto-atenuação se aproxima da sua linha-limite e depois se desloca ao longo dela, que, como uma trajetória, chamaríamos de sua linha dinâmica de atenuação – mas esta não é necessariamente também a linha-limite da espécie. Por exemplo, o regime de luz, a fertilidade do solo, a disposição espacial das plântulas e outros fatores podem alterar a linha-limite (e, como conseqüência, a linha dinâmica de atenuação) para uma população em particular (Weller, 1990; Sackville Hamilton et al., 1995). Em diferentes estudos, por exemplo, tem sido verificado que a fertilidade do solo altera a inclinação da linha de atenuação, a interseção, nenhuma delas, ou ambas (Morris, 2002).

A influência da luz é digna de ser considerada em mais detalhe, pois ela ressalta uma característica-chave da linha de atenuação e da linha-limite. Uma inclinação de aproximadamente –3/2 indica que o peso médio das plantas está aumentando mais rapidamente do que a densidade está diminuindo e, portanto, a biomassa total está aumentando (uma inclinação de –1/2 em um gráfico da biomassa-densidade total). Porém, finalmente, isso deve cessar: a biomassa total não pode crescer de forma indefinida. Em vez disso, pode-se esperar que a linha de atenuação mude para uma inclinação de –1: isto é, a perda pela mortalidade é equilibrada com exatidão pelo crescimento dos sobreviventes, de modo que a biomassa total permanece constante (uma linha horizontal sobre um gráfico da biomassa-densidade). Isso é o que se observou quando populações de *Lolium perenne* (Figura 5.31b) foram cultivadas

com intensidades luminosas baixas. Um limite (e a linha de atenuação) com uma inclinação de –1 era aparente com densidades muito mais baixas do que seria de outro modo. Fica claro, o regime de luz pode alterar a linha-limite da população. Isso também enfatiza, entretanto, que as linhas-limites com inclinações negativas *mais íngremes* do que –1 (sejam elas ou não exatamente –3/2) subentendem limites às combinações admissíveis de densidades e pesos médios das plantas que se manifestam *antes* que a biomassa máxima de uma área de terreno tenha sido alcançada. As razões possíveis são discutidas a seguir.

5.12.3 Uma linha-limite única para todas as espécies?

De forma curiosa, quando as linhas de atenuação e as linhas-limite de todos os tipos de plantas são representadas na mesma figura, parece que têm aproximadamente a mesma inclinação e que possuem também interseções (isto é, valores de c na Equação 5.24) que ficam dentro de uma faixa estreita (Figura 5.32). No extremo inferior à direita na figura estão as populações de plantas pequenas com densidade alta (ervas anuais e plantas perenes com partes aéreas de vida curta), e no extremo inferior à esquerda se encontram populações esparsas de plantas muito grandes, incluindo as sequóias da costa (*Sequoia sempervirens*), as árvores mais altas conhecidas. As modas mudam em ciência como em todos os campos de atividade. Houve tempo em que os ecólogos, ao observar a Figura 5.32, viam uniformidade – todas as plantas marchando no ritmo de –3/2 (p. ex., White, 1980), sendo os desvios da norma considerados como "ruído" ou apenas de menor interesse. Posteriormente, uma séria dúvida foi lançada sobre a concordância das inclinações individuais com –3/2, bem como sobre a concepção geral de uma única linha de atenuação ideal (Weller, 1987, 1990; Zeide, 1987; Lonsdale, 1990). Mesmo assim, não existe realmente qualquer contradição. Por um lado, as linhas da Figura 5.32 ocupam uma porção muito menor do gráfico do que seria esperado ao acaso. *Existe* aparentemente algum fenômeno fundamental vinculando esse espectro total de tipos vegetais: não se trata de uma "regra" invariável, mas de uma tendência fundamental. Por outro lado, as variações entre as linhas são reais e importantes e necessitam de tanta explicação quanto a tendência geral.

5.12.4 A base geométrica da auto-atenuação

Iniciaremos pelo exame das bases possíveis para a tendência geral e depois analisaremos por que diferentes espécies ou populações podem apresentar suas próprias variações com relação a este tema comum. Para a tendência, são propostos dois tipos gerais de explicação. A primeira (e por muitos anos, a única) é geométrica; a segunda é baseada na alocação de recursos em plantas de tamanhos diferentes.

O argumento geométrico se processa como segue. Em uma coorte de plantas em crescimento, à medida que a massa da população aumenta, o índice de área foliar (L, a área foliar por unidade de área de terreno) não segue crescendo. Ao contrário, além de um certo ponto, ele permanece constante, independentemente da densidade das plantas (N). De fato, é precisamente a partir deste ponto que a população segue a linha dinâmica de atenuação. Isto pode ser expresso da seguinte forma:

$$L = \lambda N = \text{constante} \qquad (5.26)$$

em que λ é a área foliar média por planta sobrevivente. No entanto, a área foliar das plantas individuais aumenta à medida que elas crescem e, portanto, o mesmo acontece com sua média, λ. É razoável que λ, sendo uma área, esteja relacionada com dimensões lineares de uma planta, como o diâmetro do caule, D, mediante uma fórmula do tipo:

$$\lambda = aD^2 \qquad (5.27)$$

em que a é uma constante. Analogamente, é razoável esperar que o peso médio da planta, $\bar{w}$, esteja relacionado com D pela fórmula:

$$\bar{w} = bD^3 \qquad (5.28)$$

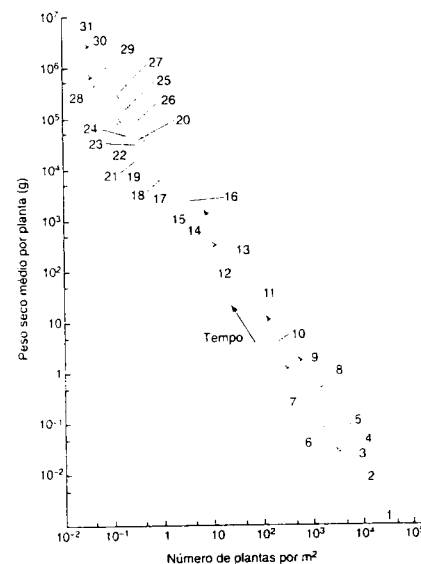



FIGURA 5.32 Auto-atenuação em uma ampla diversidade de ervas e árvores. Cada linha corresponde a uma espécie diferente, e a própria linha indica a faixa sobre a qual foram feitas as observações. As setas, dispostas apenas sobre as linhas representativas, indicam a direção da auto-atenuação ao longo do tempo. A figura baseia-se na Figura 2.9 de White (1980), que fornece também as fontes originais e os nomes das espécies dos 31 conjuntos de dados.

em que b também é uma constante. Unindo as Equações 5.26 a 5.28, obtemos:

$$\bar{w} = b\,(L/a)^3 \cdot N^{-3/2} \qquad (5.29)$$

Isto é estruturalmente equivalente à lei da potência de –3/2 da Equação 5.23, na qual a constante de interseção, c, é dada por $b\,(L/a)^{3/2}$.

Portanto, é evidente por que em geral se pode esperar que as linhas de atenuação possuam inclinações de aproximadamente –3/2. Além disso, se as relações das Equações 5.27 e 5.28 fossem aproximadamente as mesmas para todas as espécies vegetais e se todas as plantas alcançassem aproximadamente a mesma área foliar por unidade de área do terreno (L), então a constante c seria aproximadamente a mesma para todas as espécies. Por outro lado, suponha que L não é constante para algumas espécies (ver Equação 5.26), ou que os expoentes das Equações 5.27 e 5.28 não são exatamente 2 ou 3, ou que as constantes dessas equações (a e b) variam entre as espécies, ou na realidade não são em absoluto constantes. As linhas de *atenuação* teriam então inclinações divergentes de –3/2, e as inclinações e as interseções variariam de espécie para espécie. É fácil perceber por que, de acordo com o argumento geométrico, existe uma ampla semelhança no comportamento de espécies diferentes, mas também por que, em um exame mais detalhado, existem variações entre espécies e não há algo tal como uma linha de atenuação única e "ideal".

Complicações do argumento geométrico

Além disso, contrariamente ao simples argumento geométrico, a relação produção-densidade de uma coorte em crescimento não necessariamente depende apenas do número de indivíduos que morrem e do modo que crescem os sobreviventes. Vimos (ver Seção 5.10) que a competição é, com freqüência, altamente assimétrica. Se todos os indivíduos que morrem em uma coorte são predominantemente os muito menores, então a densidade (indivíduos por unidade de área) declinará com mais rapidez à medida que a coorte cresce, e a inclinação será mais rasa, em especial nos estágios iniciais de auto-atenuação. Essa concepção é sustentada por uma comparação da auto-atenuação em plantas normais de *Arabidopsis thaliana* com a auto-atenuação em mutantes que sobre-expressam o fitocromo A, reduzindo muito a sua tolerância à sombra e tornando mais assimétrica a competição entre elas (Figura 5.33a).

Parece possível também usar os desvios dos pressupostos utilizados na construção das Equações 5.26 a 5.29 para explicar ao menos algumas das variações da regra "geral" dos –3/2. Osawa e Allen (1993) estimaram vários dos parâmetros das equações a partir de dados de crescimento de indivíduos de faia-da-montanha (*Nothofagus solandri*) e do pinheiro vermelho (*Pinus densiflora*). Eles estimaram, por exemplo, que os expoentes das Equações 5.27 e 5.28 não eram 2 e 3, mas 2,08 e 2,19 para a faia-da-montanha, e 1,63 e 2,41 para o pinheiro vermelho. Esses expoentes sugerem inclinações de atenuação de –1,05 e –1,48, no primeiro e no segundo casos, respectivamente. Tais valores são significativamente comparáveis aos das inclinações de –1,06 e –1,48 (Figura 5.33b). As semelhanças entre os valores estimados e os observados também foram impressionantes para as constantes de interseções. Esses resultados mostram, portanto, que podem ocorrer linhas de atenuação com inclinações diferentes de –3/2, mas estas podem ser explicadas a partir da biologia detalhada da espécie considerada – e mesmo quando ocorrem inclinações de –3/2, talvez

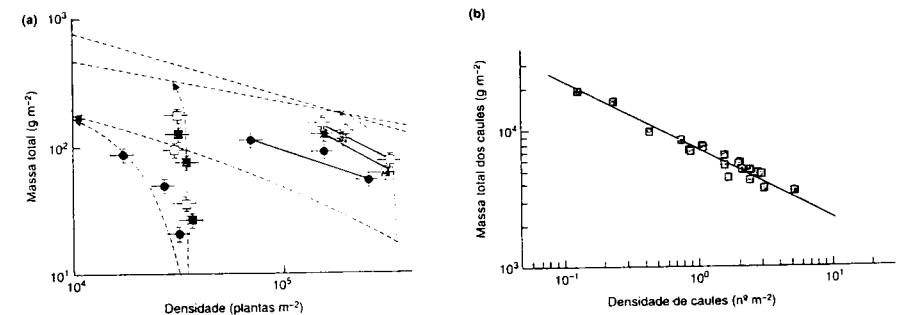



FIGURA 5.33 (a) Relação entre a biomassa total e a densidade de duas linhagens selvagens da espécie vegetal *Arabidopsis thaliana* (□ e ■) e uma linhagem mutante sobre-expressando um fitocromo A (●) 15, 22 e 33 dias após a semeadura (de baixo para cima). Os dados são representados pelas médias (± 1 EP, n = 3). Em cada caso, as linhagens foram semeadas em duas densidades iniciais; as linhas contínuas pretas de regressão são apresentadas em cada caso para a densidade mais alta. A linha tracejada preta mais íngreme tem uma inclinação de –1/2 (indicativa da auto-atenuação de –3/2), e a linha rasa, uma inclinação de –1/3 (indicativa da auto-atenuação de –4/3). Também são mostradas as trajetórias de competição assimétrica (——) e simétrica (· · · · ·). A linhagem mutante exibiu linhas de atenuação mais rasas, indicativas de competição mais assimétrica (segundo Stoll et al., 2002). (b) Linha-limite da espécie para populações do pinheiro vermelho (*Pinus densiflora*) (inclinação = – 1,48), do norte do Japão (segundo Osawa e Allen, 1993).

ocorra por uma razão "equivocada", como no caso do pinheiro vermelho (–2,41 / 1,63, em vez de –3/2).

5.12.5 Uma base de alocação de recursos para os limites de atenuação

O reconhecimento crescente de que pode ser esperada uma variedade de valores de inclinações, mesmo no argumento geométrico, juntamente com dificuldades estatísticas para estimar as inclinações, tem aberto o caminho a explicações alternativas para a própria tendência subjacente básica. Enquist e colaboradores (1998) utilizaram o modelo muito mais geral de West e colaboradores (1997), que consideraram os delineamentos mais eficazes da arquitetura dos organismos (não só de plantas) para a distribuição neles dos recursos adquiridos. Eles sugeriram que a taxa de uso de recursos por indivíduo, u, deveria estar relacionada ao peso médio da planta, $\bar{w}$, de acordo com a equação:

$$u = a\,\bar{w}^{3/4} \qquad (5.30)$$

em que a é uma constante. Na verdade, Enquist e colaboradores (1998) puderam também encontrar sustentação empírica para essa relação.

Eles argumentaram que as plantas evoluíram para utilizar plenamente os recursos disponíveis e, assim, se S é a taxa de suprimento de recursos por unidade de área e $N_{máx}$ a densidade máxima admissível de plantas, então:

$$S = N_{máx}\,u \qquad (5.31)$$

ou, da Equação 5.30:

$$S = a\,N_{máx}\,\bar{w}^{3/4} \qquad (5.32)$$

Porém, quando as plantas chegaram a um equilíbrio com a taxa de suprimento de recursos, S deveria ser constante. Por conseqüência:

$$\bar{w} = b\,N_{máx}^{-4/3} \qquad (5.33)$$

em que b é uma outra constante. Resumindo, a inclinação esperada de um limite de população nesse argumento é –4/3, em vez de –3/2.

Enquist e colaboradores consideraram os dados disponíveis mais consistentes para sustentar sua previsão de uma inclinação de –4/3 do que o mais convencional –3/2. Entretanto, essa não tem sido a conclusão extraída de levantamentos de dados anteriores ou da análise de experimentos posteriores (p. ex., Figura 5.33a; Stoll *et al.*, 2002). Em parte, a discrepância pode ter surgido porque o argumento geométrico está centrado na obtenção de luz, e os dados coletados para testar tal têm igualmente enfocado as partes aéreas das plantas (tecido fotossintético ou tecido de sustentação); além disso, o argumento de Enquist e colaboradores (1998) a respeito da obtenção de recursos é muito mais geral, e ao menos alguns dos seus dados basearam-se nos pesos totais das plantas (folhas, caules e raízes). Os conjuntos de dados de Enquist e colaboradores (1998) foram concentrados nas densidades máximas de um grande número de espécies, e outras análises enfatizaram o *processo* de auto-atenuação, que ocorre bastante antes que o limite global de determinado recurso tenha sido alcançado. Outra vez, portanto, pode não haver contradição entre as duas abordagens.

5.12.6 Auto-atenuação em populações animais

Os animais, sésseis ou móveis, precisam também "auto-atenuar-se", na medida em que os indivíduos em crescimento de uma coorte competem progressivamente entre si e reduzem sua própria densidade. Não existe nada em comum entre todos os animais, como o é a necessidade compartilhada de interceptar a luz que agrupa todas as plantas. Desse modo, é menos provável a existência de uma "lei" geral de auto-atenuação para animais. Por outro lado, como as plantas, pode-se considerar que os animais sésseis adensados precisam acondicionar "volumes" abaixo de uma área aproximadamente constante: os mexilhões, por exemplo, seguem uma linha de atenuação com uma inclinação de –1,4, e as cracas, uma linha com uma inclinação de –1,6 (Hughes e Griffiths, 1988). Já a auto-atenuação no tunicado gregário *Pyura praeputialis*, na costa do Chile, segue uma inclinação de apenas –1,2; mas, quando a análise foi modificada para reconhecer que os invertebrados de costão rochoso são mais "tridimensionais" do que plantas e podem ocupar mais do que uma camada em uma área totalmente ocupada (em oposição ao constante índice de área foliar de plantas), então a inclinação estimada passou a ser –1,5 (Figura 5.34a).

Para os animais móveis, foi sugerido que a relação entre taxa metabólica e tamanho corporal poderia gerar linhas de atenuação com inclinações de –4/3 (Begon *et al.*, 1986). Contudo, a generalização para isso provavelmente é ainda mais questionável do que as "regras" em plantas, dadas as variações no suprimento de recursos e nos coeficientes das relações fundamentais e as possibilidades de auto-atenuação dependentes do comportamento territorial, em vez da simples disponibilidade de alimento (Steingrimsson e Grant, 1999). Contudo, cada vez mais têm sido registradas evidências de auto-atenuação, embora sem uma base segura (p. ex., Figura 5.34b).

As plantas não são tão consistentes em seus padrões de auto-atenuação como se pensava. Pode ser que os animais estejam tão sujeitos às regras "gerais" de auto-atenuação quanto as plantas.

Resumo

A competição intra-específica é definida e explicada. A exploração e a interferência são distinguidas, além de ser enfatizada a natureza comumente unilateral de competição.

Descrevemos os efeitos da competição intra-específica sobre as taxas de mortalidade e fecundidade, distinguindo subcompensação, sobrecompensação e dependência da densidade exatamente compensadora. Entretanto, explicamos que a densidade em si é, em geral, apenas uma expressão conveniente do adensamento ou da escassez de recursos.

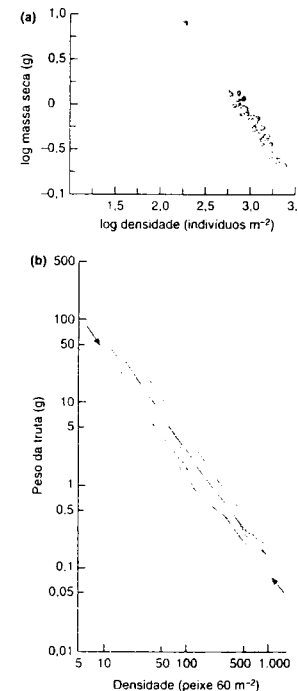



FIGURA 5.34 (a) Auto-atenuação no tunicado gregário *Pyura praeputialis*, onde a densidade foi modificada para incluir uma "área efetiva" que incorpora o número de camadas nas colônias dos animais. A inclinação estimada é –1,49 (95% CI –1,59 a –1,39, P < 0,001) (segundo Guiñez e Castilla, 2001). (b) Linhas dinâmicas de atenuação, em 23 anos sucessivos para a truta (*Salmo trutta*), em um riacho do Lake District na Inglaterra; as setas indicam a posição da linha média de regressão (inclinação = –1,35) (segundo Elliott, 1993).

Esses efeitos, em nível individual, levam sucessivamente a padrões e tendências reguladoras, em nível populacional. A capacidade de suporte é definida, e suas limitações são explicadas, com a natureza convexa das curvas de recrutamento líquido e a natureza sigmoidal das curvas de crescimento populacional.

Descrevemos os efeitos da competição intra-específica sobre as taxas de crescimento, explicando a "lei da produção final constante", em especial em organismos modulares.

O uso de valores k na quantificação da competição intra-específica é descrito, e as competições desorganizadas e de torneio (*contest*) são distinguidas.

Introduzimos o uso genérico de modelos matemáticos em ecologia e, após, desenvolvemos um modelo de uma população, com estações de reprodução discretas, sujeita à competição intra-específica. O modelo ilustra a tendência de atrasos no tempo (*time lags*) em provocar flutuações populacionais e que tipos diferentes de competição podem determinar tipos diferentes de dinâmicas de populações, incluindo padrões de caos determinístico, dos quais são explicadas a natureza e a importância. Também é desenvolvido um modelo com reprodução contínua, levando à equação logística.

É explicada a importância de diferenças individuais na geração de assimetrias na competição, bem como a importância da competição na geração de diferenças individuais. As assimetrias tendem a aumentar a regulação; a territorialidade é um exemplo particularmente importante disto.

Os efeitos progressivos da competição no crescimento e na mortalidade podem freqüentemente estar interligados no processo de auto-atenuação, que tem sido enfatizado em populações vegetais. Explicamos as linhas dinâmicas de atenuação e a lei de potência de –3/2, quando coortes únicas são acompanhadas, bem como linhas-limites da espécie e da população, quando uma série de populações adensadas é observada em densidades diferentes. Questionamos se existe uma linha-limite única para todas as espécies.

Esclarecemos como foram propostos dois tipos amplos de explicação para a tendência consistente entre espécies: aqueles baseados na geometria e aqueles baseados na alocação de recursos em plantas de tamanhos diferentes.

Por fim, examinamos a auto-atenuação em populações animais e concluímos que as plantas não são tão consistentes em seus padrões de auto-atenuação como se pensava, e os animais se acham tão sujeitos às regras "gerais" de auto-atenuação quanto as plantas.

Capítulo 6

Dispersão, Dormência e Metapopulações

6.1 Introdução

Todos os organismos na natureza são encontrados em determinados locais porque eles se deslocaram até lá. Isto é verdadeiro mesmo para os mais aparentemente dos organismos sésseis, como ostras e árvores. Seus movimentos variam desde o transporte passivo, que afeta muitas sementes de plantas, até ações aparentemente intencionais de muitos animais móveis. *Dispersão* e *migração* são termos utilizados para descrever os aspectos relacionados ao movimento dos organismos. Eles são definidos para grupos de organismos, a despeito de que é o indivíduo que realmente se move.

os significados de dispersão e migração

A dispersão está relacionada ao distanciamento dos indivíduos entre si e, por isso, é uma descrição apropriada para vários tipos de movimentos: (i) de sementes ou larvas de estrela-do-mar que se distanciam umas das outras e de seus progenitores; (ii) de ratos silvestres se deslocando de uma área de campo para outra, geralmente deixando residentes para trás e sendo equilibrados pela dispersão de outros indivíduos em outras direções; e (iii) de aves terrícolas se deslocando entre ilhas de um arquipélago (ou de afídeos em uma unidade mista de plantas) na busca de um hábitat apropriado.

A migração é mais freqüentemente considerada como movimentos direcionais em massa de um grande número de indivíduos de uma espécie de um local para outro. O termo, portanto, se aplica às clássicas migrações de determinados animais (enxames de gafanhotos, viagens intercontinentais das aves), mas também a outros exemplos menos óbvios, como os movimentos de ir e vir de animais costeiros, seguindo o ciclo das marés. Seja qual for o caso, neste capítulo será adequado dividir o processo de dispersão em três fases: *partida*, *movimento* e *chegada* (South *et al.*, 2002) ou, em outros termos, *emigração*, *transferência* e *imigração* (Ims e Yoccoz, 1997). Estas três fases diferem (e as perguntas que formulamos sobre elas também) tanto do ponto de vista comportamental (o que desencadeia o início e o fim do movimento?, etc.) quanto do ponto de vista demográfico (a distinção entre perda e ganho de indivíduos, etc.). A divisão em fases também enfatiza que a dispersão pode se referir ao processo pelo qual os indivíduos escapam do ambiente imediato dos seus pais e vizinhos; por outro lado, a dispersão muitas vezes pode também envolver uma grande dose de descoberta ou mesmo exploração. É adequado, igualmente, fazer a distinção entre *dispersão natal* e *dispersão reprodutiva* (Clobert *et al.*, 2001). A primeira se refere ao movimento entre a área onde o indivíduo nasceu e onde ocorre a primeira reprodução. Este tipo só é encontrado em plantas. A dispersão reprodutiva se refere ao movimento entre duas áreas reprodutivas sucessivas.

6.2 Dispersões ativa e passiva

Como a maioria das categorias biológicas, a distinção entre organismos com dispersão ativa e organismos com dispersão passiva se sobrepõe em parte. A dispersão passiva pelo vento, por exemplo, não está restrita às plantas. As aranhas jovens que alcançam lugares mais altos e então liberam fios de seda que as transporta ao vento, ficam à mercê das correntes de ar; ou seja, a "partida" é ativa no início deste processo, porém o deslocamento em si é efetivamente passivo. Mesmo as asas de insetos representam freqüentemente um auxílio ao que é efetivamente um movimento passivo (Figura 6.1).

6.2.1 Dispersão passiva: chuva de sementes

A maioria das sementes cai próximo às plantas-mãe e a densidade delas diminui conforme se afastam da origem. Este é o caso para sementes dispersas pelo vento e para aquelas que são ejetadas ativamente pelo órgão materno (por exemplo, muitas leguminosas). O destino final da prole dispersada é determinado pela localização da planta-mãe e pela relação entre a densidade de sementes e a distância da planta-mãe; porém o micro-hábitat detalhado do destino é devido ao acaso. Este tipo de dispersão não apresenta um caráter exploratório; a descoberta é uma questão de chance. Alguns animais apresentam

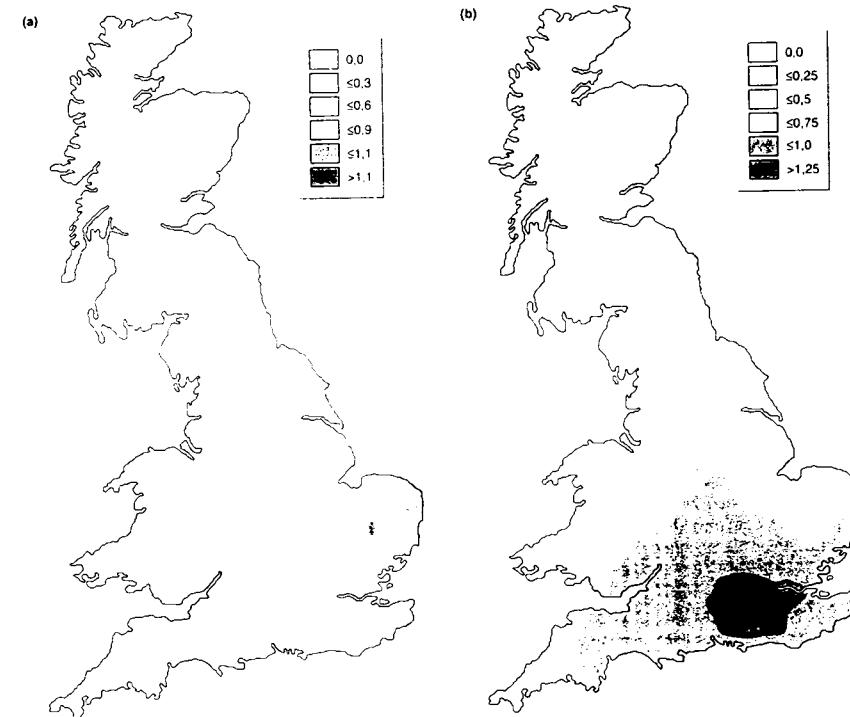



FIGURA 6.1 As densidades das formas aladas do afídeo *Aphis fabae*, na primavera, resultam, em grande parte, de seu transporte pelo vento. (a) Os ovos de *A. fabae* são encontrados sobre indivíduos de evônimo (*spindle plants*) e a sua distribuição no Reino Unido, durante o inverno, coincide com a das plantas ($\log_{10}$ da média geométrica de ovos por 100 gemas de evônimo). (b) Na primavera, no entanto, embora as densidades mais altas se encontrem nas regiões onde as plantas ocorrem, os afídeos se dispersaram através do vento por todo o território ($\log_{10}$ da densidade aérea média geométrica) (segundo Compton, 2001; de Cammell *et al.*, 1989).

este mesmo tipo de dispersão. Por exemplo, a dispersão da maioria dos organismos habitantes de lagos ou açudes que não apresentam um estágio de vôo livre depende de estruturas resistentes ao vento (como, por exemplo, gêmulas de esponjas, cistos de camarões de água salgada).

A densidade das sementes imediatamente abaixo da planta-mãe é freqüentemente baixa, alcança um máximo nas proximidades dela e, após, exibe uma queda íngreme à medida que a distância aumenta (Figura 6.2a). Não obstante, existem problemas práticos imensos no estudo da dispersão de sementes (ou seja, no "acompanhamento" das sementes), que se tornam progressivamente insolúveis com o aumento da distância em relação às fontes. Greene e Calogeropoulos (2001) propuseram a noção de que "a maioria das sementes percorre distâncias curtas", afirmando com isso que muitas são "perdidas" durante o deslocamento. Certamente, os poucos estudos sobre dispersão por distâncias longas sugerem que a densidade de sementes declina muito lentamente em distâncias maiores a partir da planta-mãe (Figura 6.2b), e mesmo alguns organismos dispersados por distância longa podem ser cruciais na invasão ou recolonização (ver Seção 6.3.1).

6.2.2 Dispersão passiva por um agente mutualista

A incerteza de direção na dispersão passiva pode ser reduzida se um agente ativo estiver envolvido. As sementes de muitas

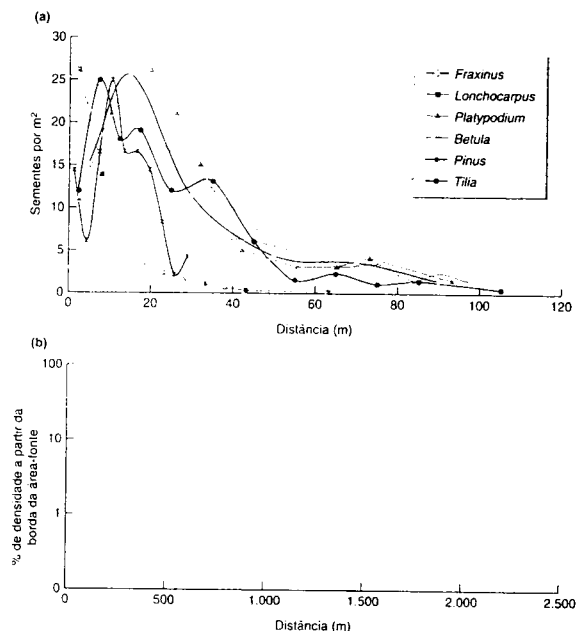



FIGURA 6.2 (a) Densidade de sementes dispersadas pelo vento a partir de árvores solitárias no interior de florestas. Os estudos tiveram uma quantidade razoável de pontos de amostragem, as árvores da mesma espécie não estavam próximas e a árvore-fonte não se situava nem em clareira nem na borda da floresta. (b) Dispersão de sementes de longa distância, pelo vento, a 1,6 km de uma área-fonte florestada (segundo Greene e Calogeropoulos, 2001, onde os dados originais também podem ser encontrados).

espécies herbáceas possuem espinhos ou outras emergências que aumentam a chance de serem transportadas passivamente sobre o pêlo dos animais. As sementes podem, então, ficar concentradas em ninhos ou tocas arrumadas pelos próprios animais. Os frutos de muitos arbustos e de árvores da parte inferior do dossel são suculentos e atrativos para as aves, sendo as cascas das sementes resistentes à digestão no intestino. O local onde a semente é dispersa é mais incerto, dependendo do comportamento de defecação da ave. Geralmente, presume-se que tais associações sejam "mutualistas" (benéfica a ambas as partes – ver Capítulo 13): a semente é dispersa de forma mais ou menos previsível e o dispersor consome a polpa como "recompensa" ou até mesmo uma proporção das sementes (as que ele encontra novamente).

Existem também exemplos importantes em que os animais são dispersos por um agente ativo. Por exemplo, há muitas espécies de ácaros que se dispersam de uma porção de excrementos a outro ou de um organismo em decomposição a outro, ao prender-se a besouros necrófagos. Geralmente, eles se prendem a um besouro adulto recém-emergido e o abandonam quando este chega a uma nova porção de excrementos ou carniça. Esta relação, igualmente, é mutualista: os ácaros ganham um agente dispersor ativo e muitas espécies deles atacam e consomem ovos de moscas, potenciais competidores dos besouros.

6.2.3 Descoberta e exploração ativas

Muitos outros animais não podem ser considerados exploradores, mas eles certamente controlam sua decisão de onde se estabelecer ("parada", ver Seção 6.1.1) e cessam o movimento somente quando encontram um local aceitável. Por exemplo, a maioria dos afídeos, mesmo em sua forma alada, tem poder de vôo demasiadamente fraco para se opor às forças dos ventos predominantes. Porém, eles controlam sua partida do seu local de origem, bem como controlam sua saída da corrente de vento; muitas vezes eles realizam vôos adicionais de pequena escala, se o seu local encontrado é insatisfatório. De forma análoga, as larvas de muitos invertebrados de rios usam o fluxo da coluna de água para se dispersar dos locais de eclosão para micro-hábitats apropriados ("deriva de invertebrados") (Brittain e Eikeland, 1988). A dispersão dos afídeos por meio dos ventos e a dos invertebrados em cursos d'água, portanto, envolvem uma "descoberta", sobre a qual possuem um certo controle, embora limitado.

Outros animais realizam sondagem do ambiente, visitando muitos locais antes de retornarem ao que for mais adequado. Por exemplo, ao contrário das suas larvas carregadas pela corrente, a maioria dos insetos adultos de água doce depende do vôo para se dispersar entre corpos de água ou em direção às cabeceiras dos rios. Eles realizam sondagem do ambiente e, se bem-sucedidos, descobrem locais adequados para ovopositarem: partida, movimento e parada são todos comportamentos ativos.

6.2.4 Dispersão clonal

Em quase todos os organismos modulares (ver Seção 4.2.1), um geneta se ramifica e expande suas partes ao redor de si, enquanto cresce. Portanto, há um consenso que uma árvore ou um coral em desenvolvimento dispersa ativamente seus módulos no ambiente circundante, no qual realiza a sondagem. Muitas vezes, as interconexões de tal clone se desfazem, de modo que ele se torna representado por algumas das partes dispersadas. Pode resultar, por fim, que o produto de um zigoto seja representado por um clone de idade avançada, que é propagado a grandes distâncias. Estima-se que alguns clones da samambaia rizomatosa *Pteridium aquilinum* tenham mais de 1.400 anos e se estendam por uma área de cerca de 14 ha (Oinonen, 1967).

guerrilhas e infantaria

Em um *continuum* de estratégias na dispersão clonal, podemos reconhecer dois extremos (Lovett Doust e Lovett Doust, 1982; Sackville Hamilton *et al.*, 1987). Em um extremo, as conexões entre os módulos são longas, e estes ficam bastante espaçados. Estas formas são chamadas de "guerrilhas" porque elas dão a uma planta, hidróide ou coral, um caráter que lembra uma tropa de guerrilha. Fugitivas e oportunistas, elas estão em constante movimento, desaparecendo de alguns territórios e penetrando em outros. No outro extremo, existem as formações do tipo "infantaria", assim denominadas em analogia aos corpos das infantarias romanas, firmemente reunidas e protegidas por seus escudos. Neste caso, as conexões são curtas e, os módulos, firmemente unidos: os organismos expandem seus clones lentamente, retêm seu local de ocupação por períodos longos, e, compactos, não penetram rapidamente nas plantas vizinhas nem são facilmente penetrados por elas.

Mesmo entre as árvores, é fácil observar que a maneira com a qual as gemas são dispostas confere a elas uma forma de crescimento do tipo guerrilha ou infantaria. A disposição densa de módulos das partes aéreas (*shoot modules*) em espécies como ciprestes (*Cupressus*) produz uma copa do tipo infantaria, relativamente compacta e impenetrável. Por outro lado, muitas árvores latifoliadas frouxamente estruturadas (*Acacia*, *Betula*) podem ser consideradas como copas em guerrilha, portando gemas amplamente dispersas e partes aéreas que se misturam com as gemas e os ramos de árvores vizinhas. As lianas, em uma floresta, apresentam formas de crescimento do tipo guerrilha *por excelência*, dispersando sua folhagem e gemas por distâncias imensas, tanto vertical quanto lateralmente.

A maneira com a qual os organismos modulares dispersam e exibem seus módulos afeta a sua interação com seus vizinhos. Aqueles do tipo guerrilha continuamente se encontram e competem com outras espécies e genetas co-específicos. Com a estrutura em infantaria, entretanto, a maioria dos encontros realiza-se entre módulos de um único geneta. Para uma touceira de gramínea ou para um cipreste a competição deve ocorrer muito fortemente entre partes da própria planta.

O crescimento clonal é mais efetivo, em termos de dispersão, em ambientes aquáticos. Muitas plantas aquáticas se fragmentam facilmente e as partes de um único clone se dispersam independentemente, pois não são dependentes da presença de raízes para manter suas relações hídricas. Os principais problemas com plantas invasoras aquáticas no mundo são causados por plantas que se multiplicam como clones, fragmentando-se e desagregando-se à medida que crescem: lentilha-d'água (*Lemna* spp.), aguapé (*Eichhornia crassipes*), elodéia (*Elodea canadensis*) e salvínia (*Salvinia*).

6.3 Padrões de distribuição: dispersão

Os movimentos dos organismos afetam o padrão espacial da sua distribuição (sua *dispersão*) e podemos reconhecer três principais padrões de dispersão, embora eles igualmente formem parte de um contínuo (Figura 6.3).

distribuições ao acaso, regular e agregada

A dispersão *ao acaso* ocorre quando há uma probabilidade igual de um organismo ocupar qualquer ponto no espaço (independentemente da posição de outros organismos). O resultado é que os organismos são distribuídos desigualmente devido aos eventos de chance.

A dispersão *regular* (também chamada *uniforme*, *constante* ou *sobredispersão*) ocorre quando um indivíduo possui uma tendência de evitar outros, ou indivíduos especialmente muito próximos a outros morrem. O resultado é que os indivíduos são mais uniformemente espaçados do que o esperado pela chance.

A dispersão *agregada* (também chamada *contagiosa*, *agrupada* ou *subdispersão*) ocorre quando os indivíduos tendem a ser atraídos (ou sobrevivem mais) para locais particulares do ambiente ou quando a presença de um indivíduo atrai (ou dá

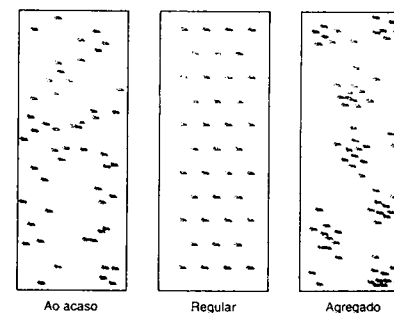



FIGURA 6.3 Três padrões gerais de distribuição espacial que podem ser exibidos pelos organismos ao longo de seus hábitats.

origem a) um outro. O resultado permite que os indivíduos fiquem mais próximos do que o esperado pela chance.

Contudo, o modo como estes padrões se manifestam a um observador e a sua relevância para a vida de outros organismos dependem da escala espacial na qual são vistos. Considere a distribuição de um afídeo que vive em uma espécie particular de árvore em uma floresta. Em uma escala ampla, os afídeos parecem estar agregados em partes particulares do mundo, isto é, em matas, em comparação a outros tipos de hábitats. Se as amostras forem menores, elas ainda podem estar agregadas, mas agora sobre suas espécies arbóreas hospedeiras, em vez de árvores em geral. Entretanto, se as amostras forem menores ainda (25 cm², aproximadamente o tamanho de uma folha) e coletadas na copa de uma única árvore, os afídeos deverão revelar uma distribuição ao acaso. Em uma escala menor ainda (cerca de 1 cm²), poderíamos detectar um padrão regular, uma vez que os afídeos se evitam mutuamente sobre uma mesma folha.

6.3.1 Distribuição em mosaico

ambientes de grão fino e de grão grosseiro

Na prática, as populações de todas as espécies são distribuídas em mosaico em alguma ordem de escala, mas é importante descrever a dispersão em escalas relevantes para o estilo de vida dos organismos em questão. A este respeito, MacArthur e Levis (1964) introduziram o conceito de *grão* ambiental. Por exemplo, o dossel de uma floresta de carvalhos e nogueiras, do ponto de vista de uma ave, como sanhaço-escarlate (*Piranga olivaceae*), que forrageia indiscriminadamente em ambas as espécies, é de *grão fino*: ou seja, o ambiente se apresenta em mosaico, mas as aves experimentam o hábitat como uma mistura de carvalhos e nogueiras. No entanto, o hábitat é de *grão grosseiro* para insetos desfolhantes, que atacam preferencialmente carvalhos e nogueiras: eles experimentam o hábitat como uma mancha a cada momento, movendo-se de uma mancha preferida para outra (Figura 6.4).

A distribuição em mosaico pode ser uma característica do ambiente físico: ilhas circundadas por água, afloramentos rochosos em pântanos, e assim por diante. Igualmente importante, a distribuição em mosaico pode também ser criada pelas atividades dos próprios organismos, pelo seu pastejo, depósito de estrume, pisoteio ou depleção de água e outros recursos minerais. As manchas ambientais que são criadas pela atividade de organismos têm histórias de vida. Uma clareira criada em uma floresta pela queda de uma árvore é colonizada e se desenvolve, passando a conter árvores maduras, enquanto outras clareiras são formadas. A morte de uma folha em uma área campestre é um fragmento para a colonização de uma série de fungos e bactérias, formando uma sucessão de organismos, até a exaustão do recurso, mas novas folhas mortas são encontradas e colonizadas, em um processo contínuo.

Distribuição em mosaico, dispersão e escala estão intimamente interligadas. Uma ferramenta útil é a que auxilia a distinguir entre escalas local e de paisagem (considerando que "local"

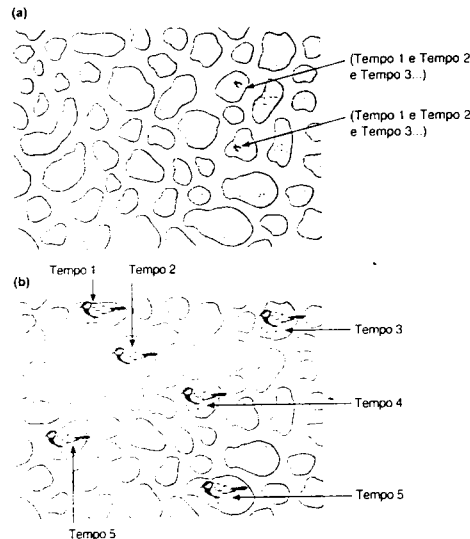



FIGURA 6.4 O *grão* de um ambiente deve ser observado a partir da perspectiva do organismo em questão. (a) Um organismo pequeno ou que se move pouco provavelmente percebe o ambiente com de grão grosseiro: ele experimenta um único tipo de hábitat dentro de seu ambiente por longos períodos ou talvez por toda a sua fase de vida. (b) Um organismo maior ou que se move mais pode perceber o mesmo ambiente como de grão fino: ele se move freqüentemente entre tipos diferentes de hábitat e os utiliza, portanto, na proporção em que eles ocorrem no ambiente como um todo.

seja muito diferente para um verme e para uma ave) e entre *dispersão por renovação* (*turnover*) e *dispersão por invasão* (Bullock *et al.*, 2002). A dispersão por renovação em escala local descreve o movimento para uma clareira a partir de hábitat ocupado localizado no entorno imediato dela; uma clareira também pode ser invadida ou colonizada por indivíduos procedentes de outros lugares da comunidade circundante. Em escala de paisagem, similarmente, a dispersão pode ser parte de uma renovação contínua de extinção e recolonização de manchas ocupáveis inseridas em uma matriz de hábitats desfavoráveis (exemplo, ilhas em um rio: "dinâmica de metapopulações" – ver Seção 6.9, a seguir). A dispersão pode também resultar na invasão de um hábitat por uma "nova" espécie expandindo a distribuição espacial.

6.3.2 Forças que favorecem a agregação (no espaço e no tempo)

A explicação evolutiva mais simples para a distribuição em mosaico das populações é que os organismos se agregam quando e onde encontram recursos e condições favoráveis à reprodução e à sobrevivência. Esses recursos e condições estão geralmente distribuídos em manchas, tanto no espaço como no tempo. Dependendo de onde e quando essas manchas ocorrem, existe um custo (é pago em tempo evolutivo) associado à dispersão até estas áreas. Entretanto, existem outras maneiras específicas nas quais os organismos podem ganhar por se aproximarem de seus vizinhos no tempo e no espaço.

agregação e "rebanho egoísta"

A teoria que identificou uma vantagem seletiva para os indivíduos que se agregam uns com os outros foi sugerida por Hamilton (1971) em seu estudo "Geometria do rebanho egoísta". Ele argumentou que o risco de um indivíduo ser predado pode ser diminuído se for colocado outro indivíduo como presa potencial entre ele e o predador. A conseqüência de muitos indivíduos se comportarem assim é a agregação. A "zona de perigo" para indivíduos de um rebanho situa-se na borda, de modo que um indivíduo teria vantagem se seu *status* social lhe permitisse uma posição no centro do rebanho. Indivíduos subordinados, então, devem ser forçados a se posicionar nos locais de maior perigo na borda do grupo. Esse parece ser o caso da rena (*Rangifer tarandus*) e do pombo torcaz (*Columba palumbus*), em que um indivíduo recém-chegado pode se juntar ao grupo, se posicionando na periferia do mesmo e só se posicionando em uma zona mais protegida depois que houver a interação social (Murton *et al.*, 1966). Os indivíduos também podem ter vantagens em viver em grupo, se isto ajudar a encontrar alimento, advertir-se de predadores ou servir para repelir um predador (Pulliam e Caraco, 1984).

O princípio do rebanho egoísta, como descrito para a agregação de organismos no espaço, é também apropriado para o aparecimento sincronizado de indivíduos no tempo. Um indivíduo que é precoce ou tardio no seu aparecimento, fora das normas da sua população, pode ter um risco maior de predação, em comparação com aqueles indivíduos conformistas que participam da "saturação do mercado" e assim diluem seu próprio risco. Entre os exemplos mais notáveis de sincronia, estão as "cigarras periódicas" (insetos), cujos adultos emergem simultaneamente após 13 ou 17 anos de vida subterrânea como ninfas. Williams e colaboradores (1993) estudaram a mortalidade de populações de cigarras com período de 13 anos que emergiam no noroeste do Arkansas (EUA) em 1985. As aves consumiram quase todo o

produto em pé das cigarras quando a densidade estava baixa, mas somente 15 a 40% quando as cigarras alcançaram o pico de densidade. Após, a predação subiu para quase 100%, à medida que a densidade das cigarras decrescia novamente (Figura 6.5). Argumentos equivalentes podem ser aplicados a muitas espécies de árvores, especialmente em regiões temperadas, que exibem anos sincrônicos de produção massiva de sementes (ver Seção 9.4).

6.3.3 Forças que diluem a agregação: dispersão dependente da densidade

Existem também fortes pressões seletivas que podem atuar *contra* a agregação no espaço ou no tempo. Para algumas espécies, um grupo de indivíduos pode realmente concentrar a atenção do predador (o efeito oposto do "rebanho egoísta"). Contudo, as principais forças que diluem a agregação são certamente a competição intensa sofrida pelos indivíduos adensados (ver Capítulo 5) e a interferência direta entre os indivíduos, mesmo não havendo escassez dos recursos. Uma conseqüência provável é que as maiores taxas de dispersão ocorrerão em direção oposta às manchas mais adensadas: dispersão por emigração dependente da densidade (Figura 6.6) (Sutherland *et al.*, 2002), embora, como será visto adiante, a dispersão dependente da densidade não seja uma regra geral.

De qualquer forma, contudo, os tipos de distribuição sobre manchas disponíveis encontradas na natureza tendem a reproduzir os compromissos entre forças opostas atuando sobre os indivíduos (agregação ou não). Como veremos nos próximos capítulos, tais compromissos são convencionalmente identificados como a distribuição "livre ideal" ou outras distribuições teóricas (ver Seção 9.6.3).

6.4 Padrões de migração

6.4.1 Movimentos de marés, diários e sazonais

Indivíduos de muitas espécies se movem *em massa* (todos) de um hábitat a outro e retornam repetidamente durante sua vida. A escala de tempo envolvida nisso pode ser de horas, dias,

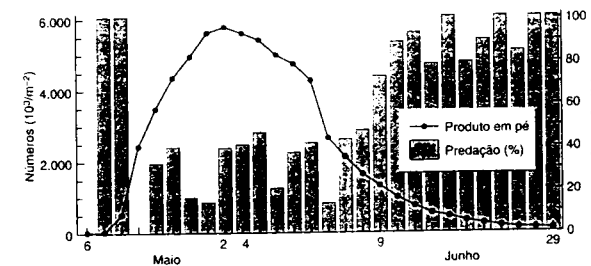



FIGURA 6.5 Mudanças na densidade de uma população de cigarras com periodicidade de 13 anos no noroeste de Arkansas, em 1985, e as mudanças na porcentagem ingerida por aves (segundo Williams *et al.*, 1993).

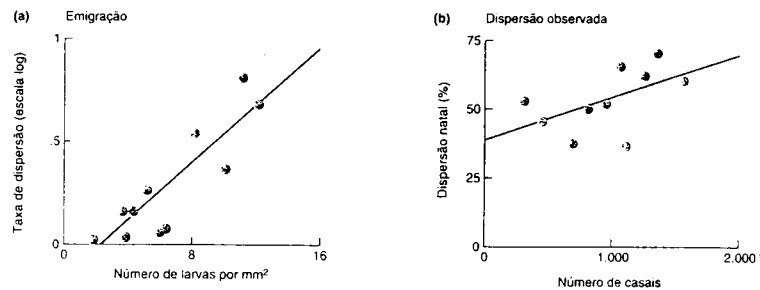



FIGURA 6.6 Dispersão dependente da densidade. (a) As taxas de dispersão de larvas do borrachudo (*Simulium vittatum*) recém-eclodidas crescem com o aumento da densidade (dados de Fonseca e Hart, 1996). (b) A porcentagem de machos juvenis de gansos da Gorenlândia (*Branta leucopsis*), dispersando-se de colônias de reprodução em ilhas no Mar Báltico para locais onde não há reprodução, cresceu à medida que a densidade aumentou (dados de van der Juegd, 1999) (segundo Sutherland *et al.*, 2002).

meses ou anos. Em alguns casos, esses movimentos têm o efeito de manter o organismo em um mesmo tipo de ambiente. Este é o caso do movimento de caranguejos na linha de costa: eles se movem com o avanço e a retração da maré (movimento de marés). Em outros casos, a migração diária pode envolver o movimento entre dois ambientes distintos: os nichos fundamentais dessas espécies somente podem ser satisfeitos pela alternância de vida em dois hábitats distintos em cada dia. Por exemplo, algumas algas planctônicas, tanto marinhas quanto de água doce, descem até as profundezas à noite, mas retornam à superfície durante o dia. Elas acumulam fósforo e talvez outros nutrientes na água mais profunda à noite, antes de voltar a realizar fotossíntese próximo à superfície durante as horas de luz (Salonen *et al.*, 1984). Outras espécies se agregam durante um período de descanso e se separam quando saem para se alimentar. Por exemplo, a maioria dos caracóis terrícolas se agrupa em micro-hábitats úmidos durante o dia, mas se separam à noite para buscar alimento.

Muitos organismos realizam migrações sazonais – novamente, para encontrar um hábitat favorável ou se beneficiar de hábitats diferentes, complementares. A migração altitudinal de animais pastadores em regiões montanhosas é um exemplo. Uma espécie de veado-mula (*Cervus elaphus*) e o alce americano (*Odocoileus hemionus*), por exemplo, se movem para cima em áreas montanhosas no verão e descem em direção aos vales no inverno. Através da migração sazonal, os animais escapam das principais mudanças no suprimento alimentar e no clima que encontrariam, caso permanecessem no mesmo local. Isto pode ser comparado com a "migração" dos anfíbios (rãs, sapos, tritões) entre um hábitat aquático de reprodução, na primavera, e outro ambiente terrestre durante o resto do ano. Os jovens (girinos) se desenvolvem na água com um recurso alimentar diferente daquele que irão ingerir mais tarde no ambiente terrícola. Depois, retornarão ao mesmo hábitat aquático para se acasalarem, se agregando em populações densas durante um determinado tempo, para, então, se separarem e viverem isolados em ambiente terrícola.

6.4.2 Migração de longa distância

As mudanças mais marcantes de hábitat são aquelas que envolvem o deslocamento por distâncias muito longas. Muitas espécies de aves terrícolas no Hemisfério Norte se movem para regiões mais ao norte na primavera, quando os suprimentos alimentares se tornam abundantes durante o período quente de verão, e se movem para as savanas ao sul durante o outono, quando o alimento se torna abundante somente após a passagem da estação chuvosa. Ambas são regiões em que estações de saciedade e fome se alternam. Os migrantes, com isso, contribuem para a diversidade da fauna local. Das 589 espécies de aves (excluindo as aves marinhas) que se reproduzem na região Paleártica (Europa e Ásia temperadas), 40% passa o inverno em outros locais (Moreau, 1952). Destas espécies que deixam a região no inverno, 98% se dirigem para o sul, para a África. Em uma escala ainda maior, o trinta-réis do Ártico (*Sterna paradisaea*) a cada ano viaja das zonas de reprodução do Ártico até a Antártica e retorna novamente – cerca de 10.000 milhas (16.100 km) em cada viagem (embora diferentemente de muitos outros migrantes, eles podem se alimentar durante o percurso).

A mesma espécie pode se comportar de maneiras diferentes em locais distintos. Todos os tordos europeus (*Erithacus rubecula*) deixam a Finlândia e a Suécia no inverno, mas nas Ilhas Canárias a espécie é residente durante todo o ano. Na maioria dos países onde a espécie se desloca, uma parte da população migra enquanto a outra permanece residente. Em alguns casos, tais variações estão claramente associadas a uma divergência evolutiva. Isto é válido para o maçarico (*Calidris canutus*), uma pequena ave pernalta que se reproduz em áreas remotas das tundras do Ártico e "hiberna" nos verões do hemisfério sul. No mínimo cinco subespécies parecem ter divergido no final do Pleistoceno (baseado em evidências genéticas do seqüenciamento de DNA mitocondrial), apresentando notáveis diferenças quanto ao padrão de distribuição e de migração (Figura 6.7).

A migração a longa distância é igualmente uma característica encontrada em outros grupos. As baleias no hemisfério sul se movem mais para o sul no verão, para se alimentarem nas águas ricas em alimento da Antártica. No inverno, elas se movem para o norte para se acasalarem (mas se alimentam escassamente) em águas tropicais e subtropicais. O caribu (*Rangifer tarandus*) se desloca várias centenas de quilômetros a cada ano, das florestas setentrionais até a tundra e retorna. Em todos estes exemplos, o indivíduo que migra retorna várias vezes dessas viagens ao longo de sua vida.

Muitas migrações de longas distâncias, entretanto, realizam apenas um retorno durante sua vida. Eles nascem em um determinado hábitat, crescem em outro local, porém retornam para se reproduzir e morrer no mesmo local de sua infância. Enguias e salmões são exemplos clássicos. A enguia européia (*Anguilla anguilla*) se movimenta desde rios, açudes e lagos europeus, cruza o Atlântico até o Mar de Sargaço, onde acredita-se que se reproduza e morra (embora adultos em desova e ovos nunca tenham sido capturados lá). A enguia americana (*Anguilla rostrata*) realiza uma viagem semelhante, desde as Guianas, no sul, até o sul da Groenlândia, no norte. O salmão realiza migração semelhante, porém os ovos e os juvenis é que se encontram em águas doces, enquanto os adultos amadurecem no oceano. Estes, depois, retornam aos rios e riachos para desovar. Após a desova, todos os salmões do Pacífico (*Oncorhynchus nerka*) morrem, não retornando ao mar. Muitos salmões do Atlântico (*Salmo salar*) também morrem após desovar, porém, alguns sobrevivem e retornam ao mar, desovando mais uma vez quando voltam aos rios.

6.4.3 Migração de "somente uma via"

Em algumas espécies migrantes, a viagem para um indivíduo é de somente uma via. Na Europa, as borboletas *Colias croceus*, *Vanessa atalanta* e *Vanessa cardui* se reproduzem nas duas extremidades de suas migrações. Os indivíduos, ao alcançarem a Grã Bretanha no verão, se reproduzem e sua prole se desloca para o sul, no outono, e se reproduz na região do Mediterrâneo – sendo que a prole destes indivíduos volta para o norte no verão seguinte.

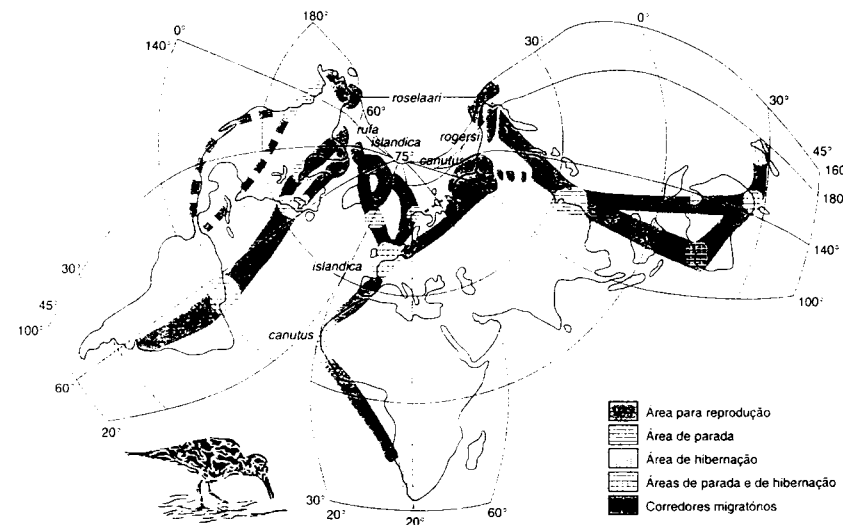



FIGURA 6.7 Distribuição global e padrão de migração das espécies de maçaricos (*Calidris* spp.). As áreas em marrom são de reprodução; os locais com listras horizontais indicam áreas de paradas, usadas apenas durante as migrações norte-sul e sul-norte; os locais com linhas cruzadas indicam áreas usadas tanto para paradas como para hibernação; os locais com linhas verticais designam áreas usadas somente para hibernação. A área acinzentada indica os corredores que são usados nas rotas migratórias; os corredores tracejados em cinza indicam tentativas de rotas migratórias sugeridas na literatura (segundo Piersma e Davidson, 1992).

A maioria das migrações ocorre sazonalmente na vida dos indivíduos ou das populações. Elas geralmente parecem ser estimuladas por algum tipo de fenômeno sazonal externo (por exemplo, a mudança no comprimento do dia) e às vezes também por um relógio fisiológico interno. Elas são muitas vezes precedidas por profundas mudanças fisiológicas, como o acúmulo de gordura no corpo. Estas migrações representam estratégias que evoluíram em ambientes onde eventos sazonais, como mudanças cíclicas na temperatura ou precipitação pluviométrica, são repetidas ano a ano. Há, contudo, um tipo de migração que é tática, forçada por eventos como as superpopulações, não aparentando nenhuma regularidade ou ciclo. Este tipo de migração é mais comum em ambientes onde as chuvas não são sazonais. São exemplos as migrações de gafanhotos em regiões áridas e semi-áridas, causadoras de devastações no ambiente, muitas vezes trazendo também danos econômicos.

6.5 Dormência: migração no tempo

Um organismo ganha em *fitness* ao dispersar sua prole por tanto tempo que possibilite que ela tenha descendentes. Similarmente, um organismo aumenta seu *fitness* retardando sua atividade, contanto que o retardo aumente suas chances de ter descendentes. Isto será o caso quando as condições no futuro se apresentarem melhores do que as do presente. Assim, um retardo no recrutamento de um indivíduo em uma população pode ser considerado como *migração no tempo*.

Os organismos, na maioria das vezes, passam pelos períodos de retardo em um estado de *dormência*. Este estado relativamente inativo apresenta o benefício de conservar energia, a qual pode ser usada durante os períodos subseqüentes ao retardo. Além disso, a fase de dormência de um organismo freqüentemente é mais tolerante às condições adversas que prevalecem no ambiente durante o retardo (isto é, tolerante a seca, temperaturas extremas, pouca luminosidade e assim por diante). A dormência pode ser *preditiva* ou *subseqüente* (Müller, 1970). A dormência *preditiva* é iniciada antes das condições adversas, e é muitas vezes encontrada em ambientes previsíveis, sazonais. Ela é geralmente referida como *diapausa* em animais e como dormência *primária* ou *inata* em plantas (Harper, 1977). Dormência *subseqüente* ou *secundária*, por outro lado, é iniciada em resposta às condições adversas.

6.5.1 Dormência em animais: diapausa

A diapausa tem sido mais intensamente estudada em insetos, cujos exemplos ocorrem em todos os estágios de desenvolvimento. O gafanhoto comum do campo *Chorthippus brunneus* é um exemplo típico. Esta espécie anual passa por uma diapausa *obrigatória* em seu estágio de ovo, que, ao parar seu desenvolvimento, torna-se resistente às condições de inverno rigoroso, capaz de matar as ninfas e os adultos. De fato, os ovos necessitam de um longo período de frio antes de reiniciar o seu desenvolvimento (cerca de cinco semanas a 0°C, ou por um período um pouco mais longo a uma temperatura ligeiramente mais alta) (Richards e Waloff, 1954). Isto assegura que os ovos não sejam afetados por um curto e inesperado período quente no inverno, seguido por condições normais frias e pe-rigosas. Isto significa também que ocorre um aumento da sincronização do desenvolvimento subseqüente da população como um todo. Os gafanhotos "migram no tempo" no final do verão até a primavera seguinte.

a importância do fotoperíodo

A diapausa é também comum em espécies que apresentam mais de uma geração por ano. Por exemplo, a mosca-das-frutas (*Drosophila obscura*) passa por quatro gerações por ano na Inglaterra, mas entra em diapausa durante apenas uma delas (Begon, 1976). Esta diapausa *facultativa* compartilha características importantes com a diapausa obrigatória: ela aumenta a sobrevivência durante um período de inverno previsivelmente adverso, e é experimentada por adultos de diapausa resistente, com desenvolvimento gonadal interrompido e grandes quantidades de gordura abdominal estocada. Nesse caso, a sincronização é conseguida não somente durante a diapausa, mas também antes desta. Os adultos recém-emergidos reagem aos dias curtos do outono por meio do depósito de gordura e da entrada no estado de diapausa; eles recomeçam o desenvolvimento como resposta aos dias mais longos da primavera. Assim, como muitas outras espécies, contando com a previsibilidade do fotoperíodo para o desenvolvimento sazonal, *D. obscura* entra em um estado de diapausa preditiva confinada àquelas gerações que inevitavelmente passam por condições adversas.

A dormência subseqüente pode evoluir em ambientes relativamente imprevisíveis. Em tais circunstâncias, será uma desvantagem responder às condições adversas somente após elas terem aparecido, mas pode haver compensação pelas vantagens de: (i) responder às condições favoráveis *imediatamente* após elas reaparecerem e (ii) entrar em um estado de dormência somente se as condições adversas realmente ocorrerem. Desse modo, os muitos mamíferos entram em hibernação (após uma fase preparatória obrigatória) em resposta direta às condições adversas. Tendo alcançado a "resistência" por poupar energia, por meio da diminuição da temperatura corporal, e tendo periodicamente emergido e monitorado seu ambiente, eles finalmente podem cessar a hibernação quando as adversidades desaparecem.

6.5.2 Dormência em plantas

A dormência de sementes é um fenômeno amplamente difundido em plantas floríferas. O embrião jovem cessa o desenvolvimento enquanto ainda está ligado à planta-mãe, perdendo muito de sua água e tornando-se dormente em uma condição de dessecação. Em determinadas espécies de plantas superiores, tais como algumas de mangue, um período dormente inexiste, mas isto é uma exceção – quase todas as sementes são dormentes quando se desprendem da planta-mãe e requerem certos estímulos para retornar a um estado ativo (germinação).

A dormência em plantas, contudo, não é restrita às sementes. Por exemplo, à medida que cresce, a ciperácea da areia *Carex arenaria* tende a acumular gemas dormentes ao longo do seu rizoma predominantemente linear. Essas gemas podem permanecer vivas, porém dormentes, por longo tempo após as partes aéreas (com as quais elas foram produzidas) terem morrido. Nobel e colaboradores (1979) encontraram para esta espécie 400-500 gemas por m^2. Elas desempenham um papel análogo ao do banco de sementes produzido por outras espécies.

De fato, o hábito de deciduidade, amplamente difundido entre as plantas, é uma forma de dormência exibida por muitas árvores e arbustos perenes. Em determinados períodos, geralmente com temperaturas baixas e níveis luminosos baixos, os indivíduos estabelecidos perdem as folhas e reduzem a atividade metabólica.

Três tipos de dormência têm sido distinguidos:

1. A *dormência inata* é um estado em que há uma necessidade absoluta de um estímulo externo especial para reativar o processo de crescimento e desenvolvimento. O estímulo pode ser a presença de água, temperatura baixa, luz, fotoperíodo ou um balanço apropriado de radiações vermelho-próximo e vermelho-distante. As plântulas de tais espécies tendem a surgir em manifestações súbitas de germinação quase simultânea. A deciduidade é também um exemplo de dormência inata.
2. A *dormência forçada* é um estado imposto por condições externas (ou seja, ela é uma dormência subseqüente). Por exemplo, a vara-de-ouro do Missouri (*Solidago missouriensis*) entra em um estado de dormência quando atacada pelo besouro *Trirhabda canadensis*. Oito clones, identificados por marcadores genéticos, foram acompanhados antes, durante e após um período de desfolhação severa. Os clones, que variaram de 60 a 350 m^2 em dimensão e de 700 a 20.000 rizomas, não conseguiram crescer acima do solo (ou seja, ficaram dormentes) na estação seguinte ao desfolhamento e aparentemente morreram. Porém, eles reapareceram 1 a 10 anos após terem desaparecido, e seis dos oito ressurgiram vigorosamente em uma única estação (Figura 6.8). Geralmente, a prole de uma única planta com dormência forçada pode ser dispersa durante anos, décadas ou mesmo séculos. Sementes de *Chenopodium album*, coletadas de escavações arqueológicas, se mostraram viáveis com 1.700 anos de idade (Ødum, 1965).
3. *Dormência induzida* é um estado produzido em uma semente durante um período de dormência forçada, em que ela adquire alguma nova necessidade antes de poder germinar. As sementes de muitas ervas-daninhas em culturas agrícolas germinam sem um estímulo luminoso, quando liberadas da planta-mãe; porém, após um período de dormência forçada, elas precisam de exposição à luz para germinar. Durante muito tempo, foi um enigma o fato de amostras de solo trazidas para o laboratório gerarem prontamente enormes quantidades de plântulas, embora essas sementes não conseguissem germinar no campo. Wesson e Wareing (1969) tiveram uma idéia inovadora ao coletar amostras de solo do campo à noite e levá-las ao laboratório no escuro. As amostras expostas à luz produziram uma grande quantidade de plântulas. Este tipo de dormência induzida é responsável pelo acúmulo de grandes populações de sementes no solo. Na natureza, elas germinam somente quando são levadas à superfície do solo por minhocas ou animais que fazem tocas, ou por exposição à luz após a queda de uma árvore.

FIGURA 6.8 Os ciclos de oito clones da vara-de-ouro do Missouri (*Solidago missouriensis*) (linhas de a-h). Para cada clone, a área antes da desfolhação (m^2) e o número estimado de rametas são mostrados à esquerda. Os painéis mostram um registro de 15 anos da presença (sombreado) e ausência de rametas em cada território de clone. As cabeças de setas indicam o início da dormência, produzida por uma erupção e desfolhação de *Trirhabda canadensis*. A reocupação, por rametas de pós-dormência, de segmentos inteiros ou parciais dos territórios originais dos clones é expressa como porcentagem do território original de cada clone (segundo Morrow e Olfelt, 2003).

A dormência em sementes pode ser induzida por radiação que contém uma razão relativamente alta de comprimentos de onda de vermelho-distante (730 nm) para vermelho-próximo (aproximadamente 660 nm), uma composição espectral característica de luz filtrada na passagem pela folhagem do dossel. Na natureza, isto deve ter o efeito de reter em estado latente as sementes sensíveis mantidas no solo sob um dossel, liberando-as para a germinação somente quando desaparecer a cobertura vegetal sobre elas.

Muitas das espécies de plantas que possuem sementes resistentes e que persistem no solo são anuais ou bienais. Essas espécies são principalmente herbáceas – oportunistas à espera (literalmente) de uma clareira. Elas não dispõem de características que as dispersem extensivamente no espaço. As sementes de árvores, ao contrário, geralmente apresentam curtos períodos de dormência no solo, sendo difícil estocá-las por mais de

um ano. As sementes de muitas árvores tropicais são particularmente de vida curta: algumas semanas ou mesmo dias. Entre as árvores, a longevidade que mais chama atenção é encontrada naquelas espécies que retêm as sementes em pinhas ou frutos secos, soltando-as após eventos de fogo (muitas espécies de *Eucalyptus* e *Pinus*). Este fenômeno de *serotinia* protege as sementes contra riscos sobre o solo até que o fogo crie um ambiente favorável para o seu rápido estabelecimento.

6.6 Dispersão e densidade

A emigração dependente da densidade foi considerada na Seção 6.3.3 como uma resposta freqüente ao sobre-adensamento. Retomamos esta questão da dispersão sendo dependente da densidade e também quais são as forças evolutivas que podem ter conduzido esta dependência. Assim procedendo, é importante ter em mente a questão inicial (veja Seção 6.1.1): que a dispersão "efetiva" (de um local a outro) requer emigração, transferência *e* imigração. As dependências de densidade não precisam se dar igualmente em todos estes três processos.

6.6.1 Endogamia e exogamia

Muito deste capítulo é devotado para as conseqüências demográficas ou ecológicas da dispersão, mas há também conseqüências genéticas e evolutivas importantes. Qualquer "conseqüência" evolutiva é, naturalmente, força seletiva potencialmente importante favorecendo padrões específicos de dispersão ou a tendência de se dispersar. Particularmente, quando indivíduos aparentados se reproduzem, sua prole provavelmente sofre uma "depressão endogâmica" no *fitness* (Charlesworth e Charlesworth, 1987), resultante especialmente da expressão no fenótipo de alelos deletérios recessivos. Com dispersão limitada, torna-se mais provável a endogamia e, desse modo, a sua evitação é uma força que favorece a dispersão. Por outro lado, muitas espécies mostram adaptação local ao seu ambiente imediato (ver Seção 1.2). A dispersão por longas distâncias, portanto, pode reunir genótipos adaptados a diferentes situações locais, cujo cruzamento origina descendentes de baixo *fitness*, adaptados a nenhum hábitat. Isto é chamado de "depressão exogâmica", resultante do surgimento de combinações co-adaptadas de genes – uma força atuando *contra* a dispersão. A situação se complica ainda mais quando a depressão endogâmica é mais provável entre populações que normalmente se cruzam exogamicamente, uma vez que a própria endogamia depura as populações de seus recessivos deletérios. Entretanto, pode-se esperar que a seleção natural favoreça um padrão de dispersão que, de certo modo, seja intermediário – maximizando o *fitness* ao evitar tanto uma depressão endogâmica quanto exogâmica, embora estas claramente não serão as únicas forças seletivas agindo sobre a dispersão.

Certamente, em plantas, existem diversos exemplos de depressões endogâmica e exogâmica, quando o pólen é transferido de doadores próximos ou distantes, e, em alguns casos, ambos os efeitos podem ser demonstrados em um único experimento. Por exemplo, quando a prole da espora (*Delphinium nelsonii*) foi gerada por meio de polinização induzida de plantas distanciadas a 1, 3, 10 e 30 metros (Figura 6.9), tanto a depressão endogâmica quanto a exogâmica foram aparentes.

6.6.2 Evitando a competição parental

Evitar a endogamia não é, de fato, a única força a favor da dispersão natal da prole. Tal fato pode também ser favorecido uma vez que diminua o resultado dos efeitos competitivos que

FIGURA 6.9 Depressões endogâmica e exogâmica em *Delphinium nelsonii*: (a) tamanho da prole no terceiro ano de vida; (b) longevidade da prole e (c) *fitness* geral da prole, parâmetros em que todos foram menores quando a prole foi o resultado de cruzamentos de pólens tomados de 1 a 30 metros da planta receptora. As barras verticais indicam os erros-padrão (segundo Waser e Price, 1994).

ocorrem com os progenitores. Isso foi discutido em um estudo clássico por Hamilton e May, em 1977 (ver também Gandon e Michalakis, 2001). Eles demonstraram que, mesmo em hábitats muito estáveis, todos os organismos estarão sob uma forte pressão seletiva para se dispersar da sua progênie. Imagine uma população cuja maioria dos organismos tenha um genótipo não-dispersivo, O, mas com um raro genótipo mutante, X, que mantém alguns descendentes no hábitat, mas incumbe outros à dispersão. O dispersor X não sofrerá competição com o seu parente próximo O, mas sim com outros organismos tipo O não-aparentados. O dispersor X direcionará a maioria de seus efeitos competitivos para organismos não-aparentados (com genótipo O), enquanto O direcionará todos os seus esforços contra seus parentes (também com genótipo O). Com isso, X tenderá a aumentar sua freqüência na população. Por outro lado, se a maioria da população for do tipo X, com O sendo raro, este não aumentaria, uma vez que O não conseguiria deslocar X de seus locais, competindo com dispersores muito próximos a ele, no seu local de origem. A dispersão, portanto, é encarada como sendo uma estratégia evolutiva estável (EEE; ESS, de *evolutionarily stable strategy*) (Maynard-Smith, 1972; Parker, 1984). Uma população de indivíduos não-dispersados tenderá a evoluir para um comportamento dispersivo; por outro lado, uma população de indivíduos dispersados tenderá a não perder esta característica. Evitar a competição parental e a endogamia, portanto, se consegue via processo de emigração quando as populações se encontram em altas densidades, momento em que elas são mais intensas.

Há, de fato, evidências para que a competição exerça um papel a fim de que a prole se distancie do seu hábitat natal (Lambin *et al.*, 2001), sendo, no entanto, muitas delas de forma indireta. Por exemplo, no camundongo da Califórnia (*Peromyscus californicus*) a distância média de dispersão aumenta com o tamanho da prole em machos e, dentre as fêmeas, com o aumento no número de irmãs na ninhada (Ribble, 1992). Quanto maior o número de parentes circundando um jovem indivíduo, maior é a sua dispersão.

Lambin e colaboradores (2001) concluíram em sua revisão, contudo, que, onde há clara evidência para a emigração ser dependente da densidade (ver Seção 6.3.3), há pouca evidência para que a dispersão "efetiva" (emigração, transferência *e* imigração) seja dependente da densidade. Isto em parte é causado porque a imigração (e talvez a transferência) possa ser inibida em densidades muito altas. Por exemplo, em um estudo com o rato-canguru (*Dipodomys spectabilis*) durante vários anos com densidades variadas, a dispersão foi monitorada inicialmente após os juvenis tornarem-se independentes dos seus pais, e novamente após sua sobrevivência e primeira reprodução. Este roedor ocupa um complexo sistema de túneis contendo reservas de alimento e estes túneis permanecem mais ou menos constantes em número: as altas densidades, desta forma, levam a um ambiente saturado e com intensa competição (Jones *et al.*, 1988). A densidade não teve nenhum efeito em relação à dispersão pós-independência juvenil, (ou seja, na emigração); porém, para a primeira reprodução, as taxas de dispersão (dispersão *efetiva*) foram *menores* em altas densidades (relação inversamente dependente da densidade) (Figura 6.10). Para os machos, isto ocorreu principalmente por causa de que eles se moveram menos entre a independência juvenil e a reprodução. Para as fêmeas, isto ocorreu porque a taxa de sobrevivência foi menor em novos locais habitados, quando a população se encontrava em altas densidades (Jones, 1988).

6.6.3 Filopatria

A dispersão efetiva não é exatamente dependente da densidade, ao menos em parte, porque existem também forças seletivas em favor da *não* dispersão, mostrando, em vez disso, assim chamada filopatria ou comportamento "caseiro" (Lambin *et al.*, 2001). Este comportamento existe porque há certas vantagens de se permanecer no ambiente familiar; ou os indivíduos podem cooperar com outros (ou ao menos serem preparados para se tolerarem) da mesma família, que possuem alta similaridade genética; ou os indivíduos que dispersam podem ser confrontados com uma "barreira social" de agressões ou intolerâncias de grupos *não*-aparentados (Hestbeck, 1982). Estas forças, igualmente, podem tornar-se mais intensas à medida que o ambiente fica mais saturado. Por exemplo, Lambin e Krebs (1993) descobriram que, com o rato silvestre de Townsend (*Microtus townsendii*), no Canadá, os ninhos ou centros de atividade das fêmeas mais próximas eram de parentes próximos (mães e filhas, irmãs de uma mesma ninhada), compara-

FIGURA 6.10 Dispersão efetiva inversamente dependente da densidade para o rato-canguru (*Dipodomys spectabilis*): (a) machos, (b) fêmeas. As distâncias para a dispersão natal foram maiores em baixas e não em altas densidades (segundo Jones, 1988).

dos aos de outros graus de parentesco (irmãs de outras ninhadas, tias e primas). Outros ninhos não-aparentados estavam mais distantes ainda. Em um estudo com os esquilos de Belding (*Spermophilus beldingi*), mesmo quando as fêmeas se dispersavam, elas tendiam a se fixar próximas às suas irmãs (Nunes *et al.*, 1997). Mais ainda, há exemplos de *fitness* sendo maiores quanto mais próximos dos pais. Por exemplo, Lambin e Yoccoz (1998) manipularam o parentesco de grupos de fêmeas do roedor *M. townsendii*, realizando uma situação em que a população apresentou recrutamento filopátrico seguido por uma alta sobrevivência ("alto parentesco") e outra na qual a população experimentou baixo recrutamento filopátrico e alta mortalidade entre os recrutados ("baixo parentesco"). A sobrevivência dos filhotes, especialmente logo após nascer, foi significativamente mais alta na primeira situação ("alto parentesco"), comparada à segunda manipulação.

Resumindo, então, a relação entre dispersão e densidade dependerá, como todas as outras adaptações, dos compromissos evolutivos entre forças conflitantes, e também de qual é o foco de atenção para o aspecto da dispersão (emigração, dispersão efetiva, etc). Não é de se surpreender, como veremos a seguir, que o balanço adaptativo funcione diferentemente para diversos grupos: machos e fêmeas, idosos e jovens, e assim por diante. Tais variações também se revelam contra generalizações amplas, sugerindo que a dispersão ocorra "tipicamente" em densidades de pré-saturação (ou seja, antes que a limitação pelo recurso seja intensa) ou que ocorra em densidades de saturação (Lidicker, 1975).

6.7 Variação na dispersão dentro de populações

6.7.1 Polimorfismo da dispersão

Uma fonte de variabilidade de dispersão dentro de populações é um polimorfismo somático entre a progênie de um mesmo indivíduo. Isto está muito associado com hábitats que são variáveis ou imprevisíveis. Um exemplo clássico pode ser visto na planta anual do deserto *Gymnarrhena micrantha*. Ela porta muito poucas sementes (uma a três) de tamanho grande (em aquênios), a partir de flores que permanecem fechadas abaixo da superfície do solo. Essas sementes germinam no mesmo local da planta-mãe. O sistema de raízes das plântulas pode até crescer para baixo, através do "canal" de raízes mortas da planta-mãe. Porém, essas mesmas plantas também produzem sementes pequenas acima do solo, com papus plumoso, o que lhes permite a dispersão pelo vento. Em anos muito secos, são produzidas apenas sementes subterrâneas não-dispersadas, porém, em anos mais úmidos, as plantas crescem vigorosamente e produzem um grande número de sementes acima da superfície do solo, as quais são expostas à dispersão (Koller e Roth, 1964).

Há muitos exemplos de dimorfismos em sementes entre as plantas floríferas. Tanto as sementes dispersadas quanto as "caseiras" ("*stay at home*") produzem proles dispersadas e "caseiras". Além disso, a semente "caseira" é muitas vezes produzida subterraneamente por flores autopolinizadas ou por flores fechadas, enquanto as sementes dispersadas resultam freqüentemente da polinização cruzada. Portanto, a tendência à dispersão está ligada à posse de novos genótipos, recombinantes ("experimentais"), enquanto a prole "caseira" é, com maior probabilidade, o produto da autopolinização.

O dimorfismo de organismos dispersados e não-dispersados é também um fenômeno comum entre os afídeos (prole alada e prole áptera). Como esta diferenciação ocorre durante a fase de crescimento populacional quando a reprodução é partenogenética, as formas aladas e ápteras são geneticamente idênticas. As formas aladas são claramente mais capazes de se dispersar para novos hábitats, tendo, no entanto, um tempo de desenvolvimento maior, fecundidade mais baixa, menor longevidade e, portanto, reduzida taxa intrínseca de crescimento (Dixon, 1998). Não é de se surpreender, por isso, que os afídeos possam modificar a proporção de formas aladas e ápteras como uma resposta imediata ao ambiente no qual se encontram. O afídeo da ervilha (*Acyrthosiphon pisum*), por exemplo, produz mais formas aladas na presença de predadores (Figura 6.11), presumivelmente como uma resposta de escape a um ambiente adverso.

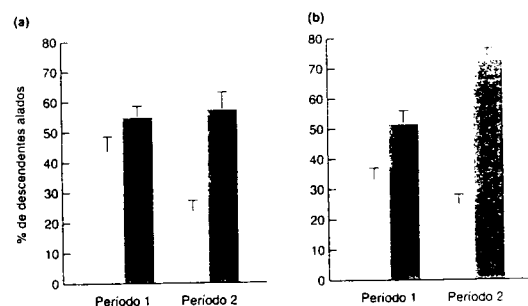



FIGURA 6.11 A proporção média (± erro-padrão) de formas aladas do afídeo da ervilha (*Acyrthosiphon pisum*) produzidas após dois períodos separados de exposição a dois predadores: (a) larva de díptero sirfídeo e (b) larva de neuróptero. As barras escuras indicam o tratamento com predador e as barras claras indicam o controle (segundo Kunert e Weisser, 2003)

6.7.2 Diferenças relacionadas ao sexo

Machos e fêmeas muitas vezes diferem na sua necessidade de se dispersar. As diferenças são especialmente grandes em algumas espécies de insetos, em que o macho geralmente é mais ativo na dispersão. Por exemplo, no caso da mariposa do inverno (*Operophtera brumata*), as fêmeas são ápteras e os machos são alados. Em um estudo pioneiro, Greenwood (1980) comparou a dispersão relacionada ao sexo em aves e mamíferos. Entre as aves, é comum que as fêmeas se dispersem, mas, entre os mamíferos, a dispersão é freqüente para os machos. Por um lado, as explicações evolutivas para uma tendência entre um dos sexos enfatizam as vantagens em minimizar a endogamia, mas, por outro, as particularidades do sistema de acasalamento podem gerar uma assimetria entre os custos e benefícios da dispersão e filopatria entre os sexos (Lambin *et al.*, 2001). Desse modo, para as aves, a competição pelos territórios é mais intensa entre os machos. Eles teriam, portanto, mais a ganhar através da filopatria, em termos de familiarização com seu hábitat natal. Já as fêmeas (muitas vezes monogâmicas) levam vantagem na possibilidade de escolha com qual macho irá se acasalar. Em mamíferos, os machos (muitas vezes polígamos) podem competir muito mais por uma parceira do que por um território e, com isso, é mais vantajoso conseguir áreas para se dispersar com um maior número possível de fêmeas.

6.7.3 Diferenças relacionadas à idade

Grande parte da dispersão é natal, ou seja, dispersão por juvenis antes que se reproduzam pela primeira vez. Em muitos táxons isto é constitucional: como já discutido, a dispersão de sementes é típica natal. Do mesmo modo, muitos invertebrados marinhos possuem um estágio adulto séssil (reprodutiva) no qual larvas são lançadas (idade pré-reprodutiva) para a dispersão. Por outro lado, a maioria dos insetos possui um estágio séssil e um estágio adulto apto à dispersão. Em geral, para espécies iteróparas, a dispersão ocorre através da fase de vida adulta, antes e após o primeiro episódio reprodutivo; para espécies semélparas, a dispersão é inevitavelmente natal.

Aves e mamíferos, uma vez emplumados ou desmamados e independentes de suas mães, possuem também o potencial para se dispersarem por todo o resto de suas vidas. Não obstante, muito da dispersão neste caso também é natal (Wolff, 1997). De fato, tendências para a dispersão entre os sexos e em relação às idades, e forças para evitar endogamia, competição e filopatria, estão todas interligadas em relação aos padrões de dispersão observados entre os mamíferos. Por exemplo, em um experimento com o rato silvestre da cauda cinzenta (*Microtus canicaudus*), 87 % dos machos juvenis e 34% das fêmeas juvenis se dispersaram dentro de quatro semanas de capturas iniciais, em situações de baixa densidade, sendo que apenas 16% e 12%, respectivamente, o fizeram em situações de alta densidade (Wolff *et al.*, 1997). A dispersão foi massiva, particularmente entre os machos, com um efeito inversamente dependente da densidade. Especialmente o fato das altas taxas de dispersão em baixas densidades favorece o argumento da pressão seletiva a favor de se evitar a endogamia.

6.8 O significado demográfico da dispersão

O fato ecológico da vida identificado na Seção 4.1 enfatizou que a dispersão pode ter um efeito pronunciado sobre a dinâmica das populações. Na prática, contudo, muitos estudos deram pouca atenção à dispersão. A razão muitas vezes dada é que a emigração e a imigração são aproximadamente idênticas e que, portanto, neutralizam-se mutuamente. Uma suspeita, contudo, é que a real razão reside no fato de ser extremamente difícil de se quantificar a dispersão.

A natureza do papel da dispersão sobre a dinâmica das populações depende de como nós definimos uma população. A visão mais simples diz respeito a um grupo de indivíduos distribuídos mais ou menos continuamente sobre um trecho de hábitat adequado, sendo uma entidade indivisível. A dispersão, então, contribuirá com o aumento (imigração) ou decréscimo (emigração) da população. Muitas populações, contudo, são de fato *meta*populações, isto é, coleções de *sub*populações.

Vimos, na Seção 6.3.1, a ubiqüidade da fragmentação em ecologia e a importância da dispersão em unir um fragmento a outro. Uma subpopulação, então, ocupa um fragmento de hábitat disponível na paisagem, correspondendo, isoladamente, àquela descrição mais simples do conceito de uma população. Porém, a dinâmica de uma metapopulação como um todo é determinada, em grande parte, pela taxa de extinção de cada subpopulação e pela taxa de colonização – pela dispersão – de fragmentos inabitáveis. Destaca-se, contudo, que não significa que só porque uma população de uma espécie qualquer que ocupa mais do que um hábitat, cada um deste suportando um determinado nível populacional, esta seja considerada uma metapopulação. Conforme discutiremos a seguir, o *status* "clássico" de metapopulação é conferido somente quando a extinção e a recolonização desempenham um papel principal na dinâmica global.

6.8.1 A modelagem na dispersão: a distribuição de manchas

Os modos com os quais a dispersão intervém na dinâmica das populações podem ser examinados ou até modelados matematicamente de três diferentes maneiras (ver Kareiva, 1990; Keeling, 1999). A primeira é utilizando uma abordagem de "ilha" ou "espacialmente implícita" (Hanski e Simberloff, 1997; Hanski, 1999). A idéia básica é que uma proporção de indivíduos saia de seus locais de nascimento (manchas), constituindo-se em um grupo de dispersos que são então redistribuídos entre as manchas disponíveis, geralmente ao acaso. Neste modelo, as manchas não possuem qualquer especificidade espacial. A princípio, todas as manchas podem ganhar ou perder

indivíduos através da dispersão, sendo todas as manchas igualmente distantes umas das outras. Muitos modelos metapopulacionais, incluindo o primeiro na literatura (modelo de Levin, ver a seguir), se encontram nesta categoria, e, a despeito da sua simplicidade (manchas reais *possuem* uma localização no espaço), ele tem promovido importantes descobertas, em parte pela facilidade de analisar os dados envolvidos.

Por outro lado, os modelos que levam em consideração a questão espacial sabem que as distâncias variam entre as manchas, influenciando assim na troca de indivíduos através da dispersão. O primeiro modelo, desenvolvido pela genética de populações, foi o de "trampolim" linear, em que a dispersão ocorre somente entre manchas adjacentes se estes se encontrarem inseridos dentro de um determinado "caminho" (Kimura e Weiss, 1964). Mais recentemente, abordagens espaciais têm envolvido modelos "em entrelaçamento", nos quais as manchas estão arranjadas dentro de uma grade (geralmente quadrangular) e os indivíduos se dispersam para aquelas manchas mais próximas – mais provavelmente entre os quatro circundantes, ou oito, incluindo movimentos diagonais (Keeling, 1999). É claro que, a despeito de levar em consideração o espaço, estes modelos são caricaturas dos reais arranjos encontrados na natureza. Não obstante, ressaltam os padrões dinâmicos que devem ser incorporados, não somente em relação ao espaço (ver, por exemplo, a Seção 10.5.6), mas também em relação ao tempo, incluindo, por exemplo, a crescente probabilidade de extinção global de metapopulações quando o hábitat é destruído (Figura 6.12). Modelos espaciais mais recentes se propõem a ser mais "realísticos" (ver Hanski, 1999), incluindo informações a respeito da real geometria ou fragmentação da paisagem. Um deles, o "modelo de função de incidência" (Hanski, 1994b) será apresentado a seguir (Seção 6.9.4).

Finalmente, a terceira abordagem trata o espaço não como manchas (com ou sem hábitat), mas sim como faixas contínuas e homogêneas de maior a menor qualidade de hábitat, com a dispersão tomando parte de um sistema de reação-difusão, no qual a dinâmica em um dado local no espaço é considerada a "reação" e, a dispersão, a "difusão". Esta abordagem tem sido mais útil em outras áreas da biologia (por exemplo, a biologia do desenvolvimento). Não obstante o grande nível de entendimento matemático de tais modelos, estes são muito adequados em demonstrar como a variação espacial (ou seja, a fragmentação) pode ser gerada, internamente, dentro de um sistema essencialmente homogêneo (Kareiva, 1990; Keeling, 1999).

FIGURA 6.12 Numa série de modelagem, quanto mais se aumenta a fragmentação do hábitat (eixo x), a fração de locais ocupados (eixo y) diminui até que se tenha extinção global. A linha diagonal pontilhada mostra a relação de um modelo espacial em que todos os locais estão igualmente conectados. Os pontos mostram o rendimento de um modelo em entrelaçamento: os valores representam a média de cinco réplicas (o modelo é probabilístico: cada trajeto é um pouco diferente). Três exemplos do modelo em entrelaçamento são apresentados abaixo do gráfico, com 0,05, 0,40 e 0,70 dos fragmentos destruídos (preto). Com baixo nível de destruição (à esquerda), um modelo que leve em consideração o espaço parece dispensável, uma vez que os fragmentos permanecem razoavelmente bem conectados. Porém, conforme se perde mais hábitat, as manchas tendem a se tornar mais isoladas, sendo mais improvável a recolonização, permanecendo as mesmas muito mais desocupadas do que o modelo prevê (segundo Bascompte e Sole, 1996).

6.8.2 Dispersão e demografia de populações únicas

Os estudos que têm dado atenção à dispersão têm tentado confirmar a sua importância. Em um longo e intensivo estudo de uma população do chapim-real (*Parus major*) próximo a Oxford, Reino Unido, foi observado que 57% dos adultos reprodutivos eram imigrantes (Greenwood *et al.*, 1978). Em uma população do besouro-da-batata-do-Colorado (*Leptinotarsa decemlineata*) no Canadá, a taxa média de emigração de adultos recém-eclodidos foi de 97% (Harcourt, 1971). Este dado ajudou a entender a rápida expansão do besouro na Europa em meados do século passado (Figura 6.13).

Um profundo efeito da dispersão sobre a dinâmica de uma população foi visto em um estudo sobre *Cakile edentula*, uma planta anual de verão que cresce sobre as dunas da Martinique Bay, Nova Escócia. A população se concentrava no meio das dunas, sendo encontrados menos indivíduos em direção tanto ao mar quanto ao continente. Somente na área em direção ao mar, contudo, é que a produção de sementes era suficientemente alta e, a mortalidade, baixa o suficiente para que a população se mantivesse ano após ano. Nos locais em meio às dunas e próximos ao continente, a mortalidade excedia a produção de sementes. Por isso, se esperava que a população viesse a se tornar extinta (Figura

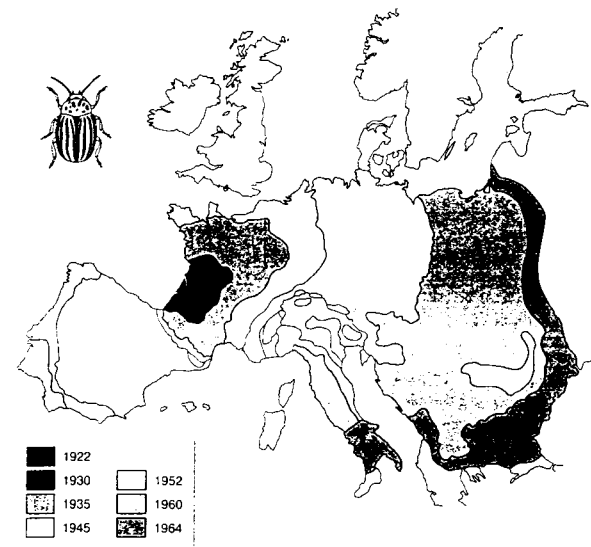



FIGURA 6.13. Expansão do besouro do Colorado (*Leptinotarsa decemlineata*) pelo continente europeu (segundo Johnson, 1967).

6.14). Porém não houve mudança na distribuição de *C. edentula* ao longo do tempo. Em vez disso, um grande número de sementes produzidas na zona próxima ao mar foi dispersado para as áreas citadas. De fato, as plantas germinadas nestas duas zonas foram provenientes de sementes dispersas, comparadas às plantas residentes. A distribuição e abundância de *C. edentula* deveram-se diretamente à dispersão das sementes pelo vento e pelas ondas.

Provavelmente a conseqüência mais fundamental da dispersão para a dinâmica de populações únicas é o efeito regulador da emigração dependente da densidade (ver Seção 6.3.3). Em uma escala local, o que foi discutido no Capítulo 5 em relação à mortalidade dependente da densidade se aplica igualmente à emigração dependente da densidade. Em uma escala global, as conseqüências de ambos podem ser muito diferentes. A perda de indivíduos pode ser para sempre, no tempo e no espaço. Com a emigração, a perda de uma população pode significar o ganho de uma outra.

6.8.3 Dinâmica de invasão

Em quase todos os aspectos do ciclo de vida, há um certo perigo em imaginar que aquilo que é comum ou "normal" na natureza seja um fato universal, e o que é incomum ou excêntrico pode ser perdido ou ignorado. Toda a distribuição estatística possui uma "cauda", e aqueles indivíduos que ocupam esta posição são tão reais quanto aqueles que se situam na média. Isto também ocorre com a dispersão. Por muitas razões, é razoável caracterizar as taxas de dispersão e as distâncias percorridas em termos do que é típico. Porém, quando o foco está direcionado para a expansão de uma espécie em um hábitat que não estava previamente ocupado, aqueles propágulos que se dispersam além do esperado podem ter uma grande relevância. Neubert e Caswell (2000), por exemplo, analisaram a taxa de expansão de duas espécies de plantas, *Calathea ovandensis* e *Dipsacus sylvestris*. Em ambos os casos, eles descobriram que a taxa de expansão foi fortemente dependente da distância máxima de dispersão, enquanto as variações no padrão médio de dispersão, a distâncias menores, tiveram pouco efeito.

A probabilidade de uma espécie invadir um novo hábitat tem mais a ver com a dispersão a longas distâncias (e, portanto, com a oportunidade de invadir) do que com a proximidade de uma população-fonte, e com a performance do indivíduo que se desloca até aquele local. Por exemplo, foi estudada a invasão de 116 manchas de um urzal de baixada no sul da Inglaterra, por espécies arbustivas e arbóreas, durante os períodos de 1978 a 1987 (Figura 6.15) e de 1987 a 1996 (Nolan *et al.*, 1998; Bullock *et al.*, 2002). Havia quatro tipos de urzais – seco, pouco úmido, bem úmido e lamacento – e dois períodos, produzindo-se oito conjuntos de dados nos quais uma análise foi realizada. Para seis destes, uma proporção significativa da variação na perda das espécies originais pelas espécies invasoras pôde ser explicada. As variáveis mais importantes que explicam o comportamento dos dados fo-

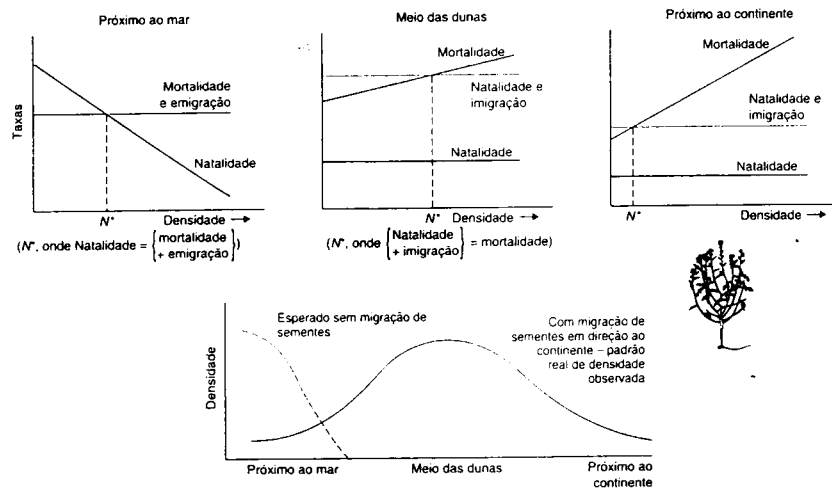



FIGURA 6.14 Representação diagramática das variações da mortalidade e produção de sementes em *Cakile edentula* em três áreas ao longo de um gradiente ambiental de zonas abertas costeiras (próximas do mar) a dunas densamente vegetadas (mais para o interior). Ao contrário das outras áreas, a produção de sementes foi maior no local próximo ao mar. Os nascimentos, contudo, diminuíram com a densidade, e, onde estes foram iguais à mortalidade, uma densidade de equilíbrio pode ser prevista, N*. Nos locais para o interior, as mortes sempre excederam os nascimentos resultantes das sementes locais, porém as populações foram persistentes por causa da dispersão da maioria das sementes produzidas pelas plantas próximas à praia. Com isso, a soma dos nascimentos locais mais as sementes imigrantes podem contrabalançar a mortalidade nos locais distantes da praia, resultando em um equilíbrio em densidades apropriadas (segundo Keddy, 1982; Watkinson, 1984).

ram aquelas relacionadas à abundância das espécies invasoras na vegetação que circundava as manchas. As invasões e, assim, a dinâmica subseqüente de manchas foram sendo dirigidas pelas ações iniciais da dispersão.

6.9 Dispersão e a demografia de metapopulações

6.9.1 O desenvolvimento da teoria de metapopulações: manchas habitáveis inabitadas

O reconhecimento de que muitas populações são de fato metapopulações foi fortemente estabelecido por volta de 1970, mas houve um retardo de cerca de 20 anos antes que ele fosse traduzido em ação e um número crescente de estudos colocasse a dinâmica de metapopulações em um estágio ecológico de destaque. Hoje em dia, o perigo não é tanto de negligência, mas de que todas as populações sejam reconhecidas como metapopulações, simplesmente porque o mundo está estruturado em mosaico.

O centro do conceito de uma metapopulação é a idéia, enfatizada por Andrewartha e Birch (1954), de que manchas habitáveis poderiam estar inabitadas simplesmente porque os indivíduos não conseguiram se dispersar até elas. Para demonstrar que isto é assim, precisamos ser capazes de identificar locais habitáveis que não estão habitados. Só muito raramente isto tem sido tentado. Um modelo implica na identificação de características de manchas de hábitat às quais uma espécie é restrita e, depois, na determinação da distribuição e abundância de manchas similares cuja ocorrência da espécie poderia ser esperada. O ratão-d'água (*Arvicola terrestris*) vive em margens de rios e, em um levantamento de 39 seções de margem de rio em North Yorkshire, Reino Unido, 10 continham colônias de ratões em reprodução (locais-núcleos), 15 foram visitadas por ratões, mas que não se reproduziram nesses locais (locais periféricos), e 14 aparentemente nunca foram usadas ou visitadas. Uma análise de "componentes principais" foi utilizada para caracterizar os locais-núcleos e, com base nessas características, foram identificados adicionalmente 12 locais desocupados ou periféricos que seriam apropriados para ratões em reprodução (ou seja, locais habitáveis). Aparentemente, cerca de 30% dos locais habitáveis não são habitados por ratões por serem demasiadamente isolados para a colonização, ou, em alguns casos, por sofrerem níveis altos de predação pela visão (Lawton e Woodroffe, 1991).

Fragmentos habitáveis podem ser também identificados para muitas espécies raras de borboletas, pois suas larvas consomem apenas uma ou poucas espécies vegetais com distribuição em manchas. Thomas e colaboradores (1992) constataram que as manchas que permaneceram inabitadas eram menores e isoladas das fontes de dispersão: a borboleta *Phlebejus argus* era capaz de colonizar virtualmente todos os locais habitáveis a menos de 1 km de populações existentes. Na verdade, a habitabilidade de alguns desses locais isolados (previamente desabitados) foi demonstrada quando a borboleta foi introduzida com sucesso (Thomas e Harrison, 1992). Este é o teste decisivo para se saber se um local é realmente habitável ou não.

FIGURA 6.15 A invasão (ou seja, o aumento na abundância) na maioria dos 116 fragmentos de um urzal de baixada em Dorset, Reino Unido, por espécies de arbustos e árvores, entre 1978 e 1987. A região costeira localiza-se ao sul e, o limite do município, ao leste (segundo Bullock *et al.*, 2002).

6.9.2 O desenvolvimento da teoria de metapopulações: ilhas e metapopulações

O livro clássico *A Teoria da Biogeografia de Ilhas*, de MacArthur e Wilson (1967), foi um catalisador importante na mudança radical da teoria ecológica em geral. Os autores desenvolveram suas idéias no contexto da dinâmica dos animais e plantas em ilhas reais (marítimas), que eles interpretaram como refletindo um equilíbrio entre forças opostas de extinções e colonizações. Eles enfatizaram que algumas espécies (ou populações locais) gastam a maior parte do seu tempo se recuperando de desgastes do passado ou em fases de invasão de novos territórios (ilhas), enquanto outros usam esse tempo na sua capacidade de suporte ou próximo a ela. Essas duas extremidades de um *continuum* são as espécies *r* e *K* da Seção 4.12. Em um extremo (*r*-estrategistas), os indivíduos são bons colonizadores que favorecem o crescimento populacional rápido em um hábitat vazio. Na outra extremidade do contínuo (*K*-estrategistas), os indivíduos não são tão bons colonizadores, mas têm características que favorecem a persistência a longo-prazo em um ambiente adensado. As espécies *K*, portanto, possuem taxas de colonização e extinção relativamente baixas, enquanto para as espécies *r* essas taxas são relativamente altas. Essas idéias são desenvolvidas a seguir, no Capítulo 21, na discussão sobre biogeografia de ilhas.

Mais ou menos na mesma época que o livro de MacArthur e Wilson foi publicado, Levins (1969, 1970) propôs um modelo simples de dinâmica de "metapopulações". Como MacArthur e Wilson, ele procurou incorporar no pensamento ecológico a fragmentação inerente do mundo ao nosso redor. MacArthur e Wilson estavam mais interessados nas comunidades de espécies como um todo e imaginaram um "continente" que pudesse propiciar uma fonte regular de colonizadores para as ilhas. Levins enfocou populações de uma única espécie e não concedeu a qualquer uma das suas manchas o *status* especial de continente. Levins introduziu a variável $p(t)$, fração de manchas de hábitat ocupada no tempo t, refletindo a aceitação de que nem todas as manchas habitáveis são sempre habitadas.

A taxa de mudança na fração de hábitat ocupado (manchas, p) é dada no modelo de Levins como:

$$dp/dt = mp(1 - p) - \mu p, \qquad (6.1)$$

em que μ é a taxa de extinção local de manchas e m é a taxa de recolonização de manchas vazias. Isto significa que a taxa de recolonização aumenta com a fração de manchas vazias propensas à recolonização $(1 - p)$ e com a fração de manchas ocupadas capazes de fornecer colonizadores, p, enquanto a taxa de extinção cresce simplesmente com a fração de manchas propensas à extinção, p. Reescrevendo esta equação, Hanski (1994a) mostrou que ela é estruturalmente idêntica à equação logística (ver Seção 5.9):

$$dp/dt = (m - \mu)\, p\, \{1 - p / [1 - (m/\mu)]\}. \qquad (6.2)$$

Portanto, desde que a taxa intrínseca de recolonização exceda a taxa intrínseca de extinção $[(m - \mu) > 0]$, a metapo-

pulação total atingirá um equilíbrio estável, com uma fração, $1 - (\mu/m)$, dos fragmentos ocupados.

extinções e colonizações em subpopulações: uma metapopulação estável

A essência desta interpretação a partir de uma perspectiva de metapopulação, que emerge mesmo dos modelos mais simples, é que ela pode persistir, estavelmente, como resultado do balanço entre extinções e recolonizações aleatórias, mesmo que nenhuma das populações seja, por si só, estável. Este caso é exemplificado na Figura 6.16, em que, dentro de uma metapopulação persistente altamente fragmentada da borboleta fritilária Glanville (*Melitaea cinxia*) na Finlândia, mesmo as populações locais maiores tiveram uma probabilidade alta de declínio até a extinção em dois anos. Em outras palavras, se quisermos entender a persistência de uma população a longo prazo ou a dinâmica de tal população, podemos precisar olhar além das taxas de natalidade e mortalidade (e o que as determina), ou mesmo as taxas locais de imigração e emigração. Se a população como um todo funciona como uma metapopulação, as taxas de extinção e colonização da subpopulação podem ser ao menos de importância comparável.

6.9.3 Quando uma população é uma metapopulação?

Duas características necessárias de uma população já foram demonstradas aqui: que subpopulações individuais têm uma chance realística de experimentar tanto a extinção como a recolonização. A estas, podemos adicionar uma terceira, implícita na discussão até aqui. As dinâmicas das subpopulações diferentes deveriam ser totalmente independentes, isto é, não

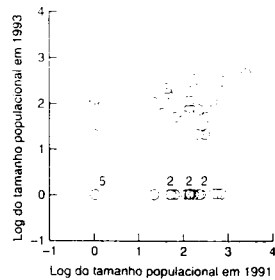



FIGURA 6.16 Comparação dos tamanhos populacionais locais em junho de 1991 (adultos) e agosto de 1993 (larvas) da borboleta fritilária Glanville (*Melitaea cinxa*), em Åland Island, Finlândia. Os pontos de dados múltiplos são indicados por números. Várias populações de 1991, incluindo muitas das maiores, foram extintas até 1993 (segundo Hanski *et al.*, 1995).

sincrônicas. Haveria, afinal, pouca expectativa de estabilidade se todas as subpopulações fossem extintas quando uma o fosse. Certamente, a assincronia garante que, à medida que uma é extinta (ou mesmo diminui), existam provavelmente outras que prosperam e geram indivíduos para a dispersão, promovendo o "efeito do salvamento" (Brown e Kodric-Brown, 1977) dos primeiros pelos últimos.

fontes e drenos

Algumas metapopulações podem se ajustar ao conceito "clássico", em que todas as subpopulações têm uma chance realística (e aproximadamente igual) de extinção, mas em outros casos pode haver uma variação significativa no tamanho ou na qualidade de manchas individuais. Desse modo, as manchas podem ser divididas em "fontes" (manchas doadoras) e "drenos" (manchas receptoras) (Pulliam, 1988). Em manchas fontes em equilíbrio, o número de nascimentos supera o número de mortes, enquanto em manchas drenos acontece o inverso. Portanto, populações fontes sustentam uma ou mais populações drenos dentro de uma metapopulação. A persistência da metapopulação depende não só do balanço geral entre extinção e recolonização, como no modelo simples, mas também do balanço entre fontes e drenos.

Na prática, naturalmente, é provável que exista um contínuo de tipos de metapopulação: de conjuntos de populações locais quase idênticas, todas igualmente propensas à extinção, até metapopulações em que há uma grande desigualdade entre populações locais, algumas das quais são, por si só, efetivamente estáveis. Este contraste é ilustrado na Figura 6.17, para a borboleta azul *silver-studded* (*Plejebus argus*), em North Wales.

O fato de uma população ter distribuição em manchas, contudo, não faz com que necessariamente ela seja uma metapopulação (Harrison e Taylor, 1997; Bullock *et al.*, 2002). Em primeiro lugar, uma população pode exibir distribuição em manchas, mas a dispersão entre as manchas pode ser tão grande que as dinâmicas das manchas individuais não são independentes: são uma única população, embora ocupem um hábitat heterogêneo. Alternativamente, as manchas podem estar tão isoladas umas das outras, que a dispersão entre elas é insignificante: são uma série de populações efetivamente separadas.

Por fim, e talvez mais comumente, todas as manchas podem ter uma chance desprezível de extinção, ao menos em escalas de tempo observáveis. Isto significa que suas dinâmicas podem ser influenciadas por natalidade, mortalidade, imigração e emigração – mas não em algum grau significativo por extinção ou recolonização. Esta última categoria se aproxima de uma verdadeira metapopulação, podendo haver pouca dúvida de que o título dado a muitas populações fragmentadas se ajuste a esta descrição. Naturalmente, pode ser perigoso proteger excessivamente a pureza das definições. Que prejuízo pode haver se, à medida que o conceito de metapopulação cresce, o próprio termo é estendido a uma variedade mais ampla de cenários ecológicos? Talvez nenhum – e a expansão do uso do termo para populações originalmente além do seu alcance, em

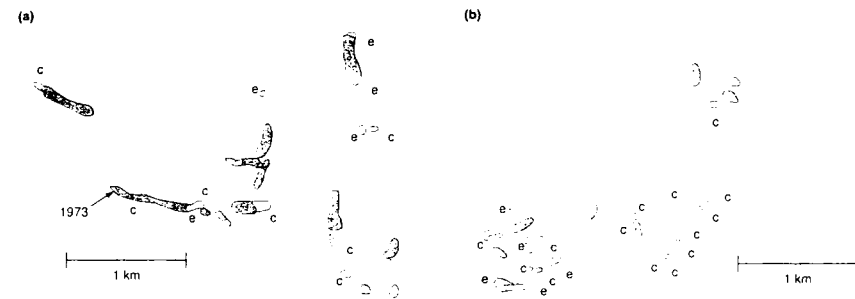



FIGURA 6.17 Duas populações da borboleta azul *silver-studded* (*Plejebus argus*) em North Wales: (a) em um ambiente calcário no Dulas Valley, onde havia um número grande de populações locais persistentes (freqüentemente maiores) entre populações locais menores e muito mais efêmeras; (b) em um hábitat de urzal em South Stack Cliffs, onde a proporção de populações menores e efêmeras foi muito mais alta. Contornos cheios = presença em 1983 e 1990; contornos vazios = ausência nos dois momentos; e = presença só em 1983 (extinção presumida); c = presença só em 1990 (colonização presumida) (segundo Thomas e Harrison, 1992).

todo o caso, pode ser interminável. Porém, como qualquer outro sinal, uma palavra só é efetiva se o receptor compreende o que o emissor tenciona. O recomendável é que os usuários dos termos devessem ter o cuidado de confirmar se a extinção e a recolonização de manchas são demonstradas.

metapopulações de plantas? sempre do banco de sementes

O problema de identificação de metapopulações é especialmente evidente para plantas (Husband e Barrett, 1996; Bullock *et al.*, 2002). Não há dúvida de que muitas plantas habitam ambientes em mosaico, e a extinção aparente de populações locais pode ser comum. Isto é ilustrado na Figura 6.18 para a planta aquática anual *Eichhornia paniculata*, vivendo em poças e valas temporárias de regiões áridas do nordeste do Brasil. Entretanto, a aplicabilidade da idéia de recolonização seguindo uma extinção genuína é questionável em algumas espécies vegetais que apresentam bancos de sementes enterrados. Em *E. paniculata*, por exemplo, as sementes pesadas quase sempre caem na vizinhança imediata da planta-mãe, em vez de serem dispersadas para outras manchas. "Extinções" tipicamente resultam da perda catastrófica de hábitat (observe na Figura 6.18 que a chance de extinção efetivamente não tem qualquer relação com o tamanho populacional prévio) e "recolonizações" são quase sempre simplesmente o resultado da germinação de sementes seguinte à restauração do hábitat. A recolonização por dispersão, um pré-requisito para uma verdadeira metapopulação, é extremamente rara.

Além disso, como salientaram Bullock e colaboradores (2002), dos estudos com vegetais que documentaram extinções e colonizações de manchas, a grande maioria foi realizada em manchas recentemente surgidas (estágios iniciais de sucessão; ver Capítulo 16). As extinções, na maioria das vezes, ocorrem quando a vegetação em uma mancha atinge um estado de desenvolvimento não mais adequado para as espécies em questão, e esta mancha, por isso, também não é adequada para a recolonização pela mesma espécie. Isto é "fuga do hábitat" ("*habitat tracking*") (Harrison e Taylor, 1997), em vez de extinção e colonização repetidas do mesmo hábitat, que é central para o conceito de uma metapopulação.

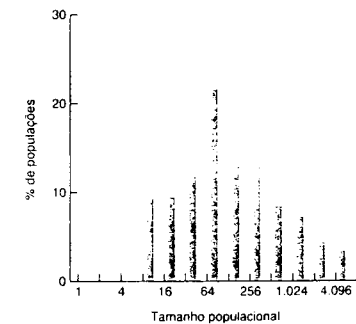



FIGURA 6.18 Das 123 populações da planta aquática anual *Eichhornia paniculata* no nordeste do Brasil, observadas durante um ano, 39% foram extintas, mas o tamanho inicial médio destas (barras escuras) não foi significativamente diferente do das populações não-extintas (barras claras) (Mann-Whitney U = 1.925, $P > 0{,}3$) (segundo Husband e Barrett, 1996).

6.9.4 Dinâmica de metapopulação

O modelo simples de Levins não considera a variação em tamanho de manchas, suas localizações espaciais nem as dinâmicas das populações dentro de manchas individuais. Não é surpresa que os modelos que consideram todas estas variáveis altamente relevantes se tornem matematicamente complexos (Hanski, 1999). Contudo, a natureza e as conseqüências de algumas dessas modificações podem ser compreendidas sem que se entre em detalhes da matemática.

Imagine, por exemplo, que as manchas de hábitat ocupadas por uma metapopulação variam em tamanho e que manchas grandes sustentam populações locais maiores. Isto permite a persistência da metapopulação, com taxas menores de colonização, como resultado das taxas mais baixas de extinção sobre manchas maiores (Hanski e Gyllenberg, 1993). Na verdade, quanto maior a variação no tamanho da mancha, maior é a probabilidade de persistência da população, mantendo-se iguais os outros aspectos. As variações no tamanho de populações locais podem ser, alternativamente, resultantes de variações na qualidade e não no tamanho da mancha: de modo geral, as conseqüências seriam as mesmas.

A probabilidade de extinção de populações locais declina tipicamente à medida que aumenta o tamanho da população local (Hanski, 1991). Além disso, à medida que a fração de manchas ocupadas pela metapopulação, p, aumenta, em média deveria haver mais migrantes, mais imigração para as manchas e, portanto, populações locais maiores (resultados confirmados, por exemplo, para a fritilária Glanville – Hanski *et al.*, 1995). Assim, a taxa de extinção, μ, não deveria ser constante como é no modelo simples, mas declinaria à medida que p aumenta. Os modelos que incorporam este efeito (Hanski, 1991; Hanski e Gyllenberg, 1993) freqüentemente originam um valor limiar de p, instável e intermediário. Acima desse limiar, os tamanhos de populações locais são suficientemente grandes e sua taxa de extinção suficientemente baixa para a metapopulação persistir em uma fração de manchas relativamente alta, como no modelo simples. Abaixo do limiar, contudo, o tamanho médio de populações locais é demasiadamente baixo e sua taxa de extinção, portanto, demasiadamente alta. A metapopulação declina até um equilíbrio estável alternativo para $p = 0$ (extinção de toda a metapopulação) ou um nível em que p é baixo, no qual essencialmente apenas as manchas mais favoráveis são ocupadas.

equilíbrios estáveis alternativos?

Poderia ser esperado que metapopulações diferentes, da mesma espécie, ocupassem uma fração alta ou baixa de suas manchas habitáveis (os equilíbrios estáveis alternativos), mas não uma fração intermediária (junto ao limiar). Tal distribuição bimodal é, na verdade, evidente para a fritilária Glanville na Finlândia (Figura 6.19). Além disso, esses equilíbrios alternativos potencialmente têm implicações profundas para a conservação (ver Capítulo 15), especialmente quando o equilíbrio mais baixo ocorre para $p = 0$, sugerindo que a ameaça de extinção para qualquer metapopulação possa aumentar ou diminuir subitamente, à medida que a fração de manchas habitáveis ocupadas desloque algum valor limiar para baixo ou para cima.

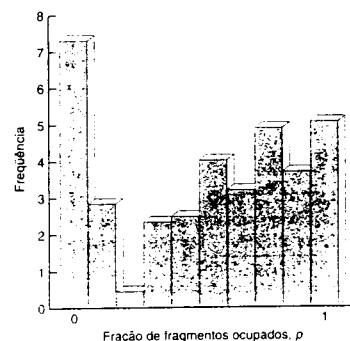



FIGURA 6.19 Distribuição de freqüência bimodal de ocupação de manchas (proporção de manchas habitáveis ocupadas, p) entre diferentes metapopulações da fritilária Glanville em Åland Island, Finlândia (segundo Hanski *et al.*, 1995).

Um estudo de Moilanen e colaboradres (1998), reunindo muitas linhas anteriores, examinou a dinâmica de uma suposta metapopulação de um pequeno mamífero, o ocótono americano (*Ochotona princeps*) na Califórnia. (O adjetivo "suposta" é necessário porque a dispersão entre manchas de hábitat foi suposta, e não efetivamente observada [veja Clinchy *et al.*, 2002].) A metapopulação total pode ser dividida em redes ao norte, em posição intermediária e ao sul, e a ocupação de manchas em cada uma foi determinada em quatro ocasiões entre 1972 e 1991 (Figura 6.20a). Esses dados puramente espaciais foram usados ao lado de uma informação mais geral sobre a biologia do ocótono, para fornecer valores paramétricos para o modelo de função de incidência de Hanski (1994b). Este foi então usado para estimular a dinâmica total de cada uma das redes, com um grau realístico de variação estocástica incorporada, partindo de uma situação observada em 1972 e tratando a metapopulação inteira como uma entidade única (Figura 6.20b) ou simulando cada uma das redes isoladamente (Figura 6.20c).

Os próprios dados (Figura 6.20a) mostram que a rede ao norte manteve uma ocupação alta durante o período de estudo, a rede de posição intermediária teve uma ocupação mais variável e muito mais baixa, enquanto a rede ao sul sofreu um declínio constante e substancial. A resposta através do uso do modelo de função de incidência (Figura 6.20b) foi muito animadora no sentido de espelhar com

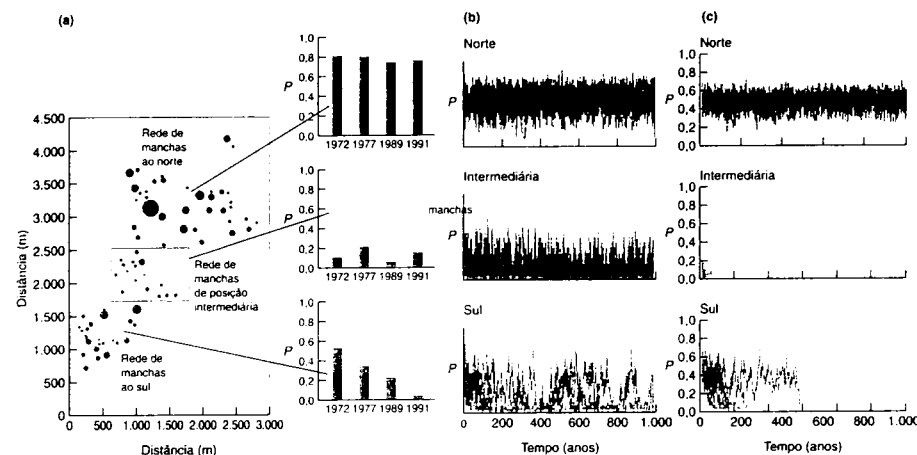



FIGURA 6.20. Dinâmica de metapopulação do *ocótono* americano (*Ochotona princeps*), em Bodie, Califórnia. (a) Posições relativas e tamanhos aproximados das manchas habitáveis, bem como as ocupações nas redes de manchas ao norte, em posição intermediária e ao sul, em 1972, 1977, 1989 e 1991. (b) Dinâmicas temporais das três redes, com a população inteira tratada como uma entidade única, usando o modelo de função de incidência de Hanski (1994b). São apresentadas dez réplicas de simulações, cada uma começando com os dados reais em 1972. (c) Simulações equivalentes a (b), mas cada uma das redes simulada isoladamente (segundo Moilanen *et al.*, 1998).

precisão esses padrões em dinâmica temporal, a despeito de ser baseado apenas em dados espaciais. Em especial, foi previsto que a rede ao sul sofresse um colapso periódico até a extinção total, mas que fosse salva pela ação da rede de posição intermediária, apesar da sua ocupação baixa, como um degrau da rede ao norte, dotada de uma capacidade de sustentação muito maior. Esta interpretação é corroborada pelos resultados quando as três redes são simuladas isoladamente (Figura 6.20c). A rede ao norte permanece com uma ocupação alta e estável; desprovida de migrantes do norte, a rede de posição intermediária, previsivelmente, declina rapidamente; e a rede ao sul, embora não tão instável, finalmente sofre o mesmo destino. Segundo esta visão, dentro de uma metapopulação como um todo, a rede ao norte é uma fonte, e as redes de posição intermediária e ao sul são drenos. Desse modo, não há necessidade de recorrer a qualquer mudança ambiental para explicar o declínio na rede ao sul; tais declínios são previstos mesmo em um ambiente inalterável.

Fundamentalmente, esses resultados ilustram como metapopulações integrais podem ser estáveis quando suas subpopulações individuais não o são. Além disso, a comparação das redes ao norte e de posição intermediária (ambas estáveis, mas com ocupações muito diferentes) mostra como a ocupação pode depender do tamanho do *pool* de indivíduos dispersados, que em si pode depender do tamanho e do número das subpopulações.

raramente os equilíbrios podem ser alcançados

Finalmente, essas simulações nos conduzem a um tema que se repete através deste livro. Os modelos simples freqüentemente enfocam equilíbrios alcançados a longo prazo. Porém, na prática, tais equilíbrios raramente podem ser alcançados. No presente caso, equilíbrios estáveis rapidamente podem ser gerados em modelos simples de metapopulações, mas a dinâmica observável de uma espécie muitas vezes pode ter mais relação com o comportamento "transitório" de suas metapopulações, distantes do equilíbrio. Tomando um outro exemplo, a borboleta saltadora *silver-spotted* (*Hesperia comma*) declinou certamente na Grã-Bretanha, de uma distribuição ampla sobre a maioria de morros calcários em 1900, para 46 ou menos localidades-refúgio (populações locais) em 10 regiões no início da década de 1960 (Thomas e Jones, 1993). As razões prováveis foram mudanças no uso da terra – aumento do emprego do arado em campos não-melhorados e povoamento reduzido com animais domésticos pastadores – e a eliminação virtual de coelhos pela mixomatose, com suas conseqüências profundas das alterações da vegetação. Durante todo esse período de não-equilíbrio, as taxas de extinção local geralmente superaram as de recolonização. Nas décadas de 1970 e 1980, contudo, a reintrodução da pecuária e a recuperação dos coelhos levaram a um aumento do pastejo, e o número de hábitats apropriados cresceu outra vez. A recolonização superou a extinção local, mas a expansão de *H. comma* permaneceu lenta, especialmente para locais isola-

dos dos refúgios da década de 1960. Mesmo no sudeste da Inglaterra, onde a densidade de refúgios foi maior, prevê-se que a abundância da borboleta aumentará apenas lentamente – e permanecerá distante do equilíbrio – por pelo menos 100 anos.

Resumo

Fizemos a distinção entre dispersão e migração; dentro de dispersão, foi examinada a diferença entre emigração, transferência e imigração.

São descritas diferentes categorias de dispersões ativa e passiva, abordando especialmente a dispersão passiva na chuva de sementes e as estratégias de guerrilha e de infantaria de organismos clonais dispersados.

São explicadas as distribuições ao acaso, regular e agregada, e é enfatizada a importância da escala e da estrutura em mosaico na percepção de tais distribuições, especialmente no contexto do "grão" ambiental. São detalhadas as forças que favorecem e enfraquecem as agregações, incluindo a teoria do rebanho egoísta e a dispersão dependente da densidade.

Descrevemos alguns dos principais padrões de migração em uma gama de escalas – de marés, diária sazonal e intercontinental – incluindo aquelas que voltam repetidamente e as que ocorrem uma só vez.

Examinamos a dormência como uma migração no tempo, tanto em animais (especialmente diapausa) como em vegetais. É enfatizada a importância do fotoperíodo no ritmo da dormência.

A relação entre dispersão e densidade é examinada em detalhe. São explicados os papéis da endogamia e exogamia na direção das dependências da densidade, incluindo especialmente a importância em evitar a competição entre parentes, por um lado, e as atrações da filopatria, por outro.

Descrevemos uma diversidade de tipos de variação dentro de populações: polimorfismos e diferenças relacionadas ao sexo e à idade.

Voltamos à significância demográfica da dispersão e introduzimos o conceito da metapopulação composta de muitas subpopulações. A dispersão pode ser incorporada à dinâmica de populações e modelada de três maneiras diferentes: (i) uma "ilha" ou abordagem "espacialmente explícita"; (ii) uma abordagem espacialmente explícita que reconhece que as distâncias entre as manchas variam; e (iii) uma abordagem que trata o espaço como contínuo e homogêneo.

Provavelmente, a conseqüência importante da dispersão para a dinâmica de populações únicas é o efeito regulador da emigração dependente da densidade. Contudo, é relevante também reconhecer a importância, na dinâmica de invasões, dos raros organismos dispersados por longas distâncias.

A teoria de metapopulações se desenvolveu a partir do conceito inicial da mancha habitável não-habitada. Sua origem como um conceito em si mesmo foi o modelo de Levins, que estabeleceu a mensagem mais fundamental: que a metapopulação pode persistir, estável, como resultado do balanço entre extinções e recolonizações aleatórias, ainda que as subpopulações não sejam estáveis.

Como nem todas as populações com distribuição em mosaico são metapopulações, formulamos a pergunta "Quando uma população é uma metapopulação?", que pode ser particularmente problemática com populações vegetais.

Por fim, exploramos a dinâmica de metapopulações quanto à provável importância de equilíbrios estáveis alternativos.

Capítulo 7

Aplicações Ecológicas nos Níveis Individual e Populacional: Restauração, Biossegurança e Conservação

7.1. Introdução

...os problemas ambientais resultantes do crescimento populacional humano...

A crescente população humana (Figura 7.1) tem criado uma grande variedade de problemas ambientais. Nossa espécie não é a única que esgota e contamina o ambiente, mas, certamente, somos os únicos que usam o fogo, os combustíveis fósseis e a fissão nuclear para produzir energia para a realização de trabalho. Essa geração de força tem resultado em conseqüências de longo alcance para o estado de conservação do solo, dos ecossistemas aquáticos e da atmosfera, com dramáticas repercussões no clima global (ver Capítulo 2). Além disso, a energia gerada tem dado ao homem o poder de transformar paisagens terrestres (e aquáticas) por meio da urbanização, da agricultura industrial, da silvicultura, da pesca e da mineração. Temos poluído o solo e a água, destruído grandes áreas de quase todos os tipos de ambientes naturais, sobre-explorado os recursos naturais, transportado espécies ao redor do mundo com conseqüências negativas para os ecossistemas nativos e levado um grande número de espécies à beira da extinção.

FIGURA 7.1 Crescimento da população humana mundial desde 1750 e aumento previsto até 2050 (linha sólida). Os histogramas representam os aumentos populacionais a cada década (Fonte: Nações Unidas, 1999).

...requerem a aplicação do conhecimento ecológico...

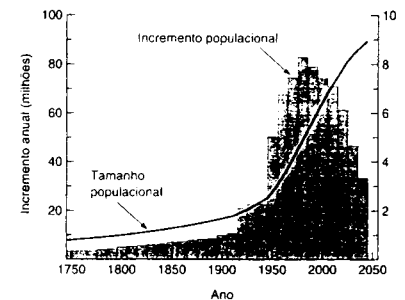
Um entendimento da extensão dos problemas que enfrentamos e dos meios de que dispomos para agir contra eles e resolvê-los depende inteiramente da correta compreensão dos fundamentos ecológicos. Na primeira parte deste livro, tratamos da ecologia em nível individual e de populações de uma única espécie (as interações interespecíficas serão o assunto da segunda parte). Neste capítulo, enfocaremos como esse conhecimento pode beneficiar os gestores ambientais. No final da segunda e da terceira partes deste livro, abordaremos de maneira semelhante a aplicação do conhecimento ecológico no nível das interações interespecíficas (Capítulo 15) e das comunidades e ecossistemas (Capítulo 22).

...da teoria do nicho...

A fisiologia dos organismos lhes permite tolerar certas variações nas condições físico-químicas do ambiente e determina suas necessidades por determinados recursos (ver os Capítulos 2 e 3). Dessa forma, a ocorrência e a distribuição das espécies depende principalmente de sua ecofisiologia e, para os animais, também de seu repertório comportamental. Esses aspectos da ecologia das espécies estão inseridos no conceito de nicho (ver Capítulo 2). Temos observado que as espécies não ocorrem em todos os locais onde as condições ambientais e os recursos são apropriados para sua existência. Contudo, as estratégias de manejo em geral se baseiam na capacidade de prever onde as espécies prosperarão, seja quando desejamos restaurar hábitats degradados, prever a futura distribuição de espécies invasoras (e por meio de medidas de biossegurança prevenir sua chegada) ou conservar espécies ameaçadas em novas reservas. Portanto, a teoria do nicho fornece o fundamento essencial para muitas ações de manejo. Discutiremos este assunto na Seção 7.2.

...da teoria bionômica...

A bionomia de uma espécie (ver Capítulo 4) é outro aspecto básico que pode guiar o seu manejo. Por exemplo, ser anual ou perene, com ou sem estágios dormentes, grande ou pequena, generalista ou especialista pode influenciar a probabi-

lidade de uma espécie (a) representar uma parte de sucesso em um projeto de restauração de um hábitat, (b) ser um invasor problemático ou (c) ser um candidato à extinção e, dessa forma, merecedor de prioridade na conservação. Voltaremos a essas idéias na Seção 7.3.

Uma característica particularmente importante do comportamento das espécies, sejam elas animais ou vegetais, é o seu padrão de deslocamento e dispersão (ver Capítulo 6). O conhecimento acerca do comportamento migratório dos animais pode ser especialmente importante em tentativas de restauração de hábitats danificados, previsão e priorização de espécies invasoras a serem combatidas e planejamento de unidades de conservação. Tais aspectos são apresentados na Seção 7.4.

A conservação de espécies ameaçadas requer um extenso entendimento da dinâmica de pequenas populações. Na Seção 7.5, discutimos a abordagem chamada análise de viabilidade populacional (AVP), uma determinação das probabilidades de extinção que depende do conhecimento das tabelas de vida (ver Capítulo 4, especialmente a Seção 4.6), das taxas de crescimento populacional (ver Seção 4.7), da competição intra-específica (ver Capítulo 5), dos fatores dependentes da densidade (veja Seção 5.2), das capacidades de suporte (ver Seção 5.3) e, em alguns casos, da estrutura da metapopulação (se a espécie sob risco de extinção ocorre em um conjunto de subpopulações interligadas – ver Seção 6.9). Como veremos na Parte 2 deste livro (em particular na síntese fornecida no Capítulo 14), a determinação da abundância e, conseqüentemente, a probabilidade de extinção de uma população não dependem apenas de propriedades intrínsecas das espécies (taxas de natalidade e mortalidade, etc.), mas também de suas interações com outras espécies na sua comunidade (competidores, predadores, parasitos, mutualistas, etc.). Contudo, a AVP em geral utiliza uma abordagem mais simplista e não lida explicitamente com estas complicações. Por essa razão, esse tópico é tratado no presente capítulo.

Um dos maiores desafios do futuro para as espécies, os ecólogos e os gestores ambientais é a mudança climática global (ver Seção 2.9). Tentativas de mitigação das mudanças climáticas previstas têm uma dimensão ecológica (p. ex., plantar mais árvores para absorver parte do dióxido de carbono extra produzido pela queima de combustíveis fósseis), embora a mitigação também deva enfocar as dimensões econômicas e sociopolíticas do problema. Isso é discutido no Capítulo 22 devido às questões relevantes relacionadas ao funcionamento do ecossistema. Todavia, o presente capítulo aborda como podemos usar o conhecimento sobre a ecologia das espécies para prever e manejar as conseqüências da mudança climática global, como a propagação de doenças e ervas daninhas (ver Seção 7.6.1) e a localização geográfica de unidades de conservação (ver Seção 7.6.2).

Devido à urgência dos problemas ambientais que enfrentamos, não é de surpreender que um grande número de ecólogos atualmente conduza pesquisas aplicadas (isto é, direcionadas para a resolução desses problemas) e publique os seus resultados em periódicos científicos especializados. Mas em que proporção esse trabalho é assimilado e usado pelos gestores ambientais? Questionários realizados por dois periódicos especializados, *Conservation Biology* (Flashpohler *et al.*, 2000) e *Journal of Applied Ecology* (Ormerod, 2003), revelaram que 82 e 99% dos autores entrevistados, respectivamente, faziam recomendações de manejo em suas publicações. Destes, é animador salientar que mais de 50% declararam que seu trabalho havia sido utilizado por gestores. Os resultados dos trabalhos publicados no *Journal of Applied Ecology*, entre 1999 e 2001, mais comumente utilizados pelos gestores, por exemplo, envolviam o planejamento de estratégias de conservação para espécies e hábitats importantes, o controle de espécies-praga, o manejo de sistemas agroecológicos, a regulação de rios e o planejamento de unidades de conservação (Ormerod, 2003).

7.2 A teoria do nicho e o manejo

7.2.1 Restauração de hábitats impactados por atividades humanas

A expressão "ecologia da restauração" pode ser usada, praticamente sozinha, para englobar quase todos os aspectos da ecologia aplicada (recuperação de estoques pesqueiros sobre-explorados, remoção de espécies invasoras, revegetação de corredores de hábitat para auxiliar a dispersão de espécies ameaçadas, etc.) (Ormerod, 2003). Aqui, restringimos essa expressão à restauração de paisagens terrestres, marinhas, fluviais ou lacustres, cuja natureza física foi afetada por atividades humanas, e tratamos especificamente da mineração, da agricultura intensiva e da captação de água dos rios.

O solo que foi danificado pela mineração é normalmente instável, sujeito à erosão e desprovido de vegetação. Tony Bradshaw, o pai da ecologia da restauração, observou que a solução mais simples para a recuperação do solo é o restabelecimento da cobertura vegetal, porque ela estabiliza a superfície, é visualmente atraente e auto-sustentável e provém a base para a sucessão natural ou manejada até o estabelecimento de uma comunidade mais complexa (Bradshaw, 2002). As plantas candidatas à recuperação são aquelas tolerantes à presença de metais pesados tóxicos; tais espécies são características de solos naturalmente metalíferos (p. ex., *Alyssum bertolonii*, espécie endêmica de solos serpentinos italianos) e têm nichos fundamentais que incorporam condições extremas. Além disso, os ecótipos (genótipos de uma espécie que possuem diferentes nichos fundamentais – ver Seção 1.2.1) que desenvolveram resistência a áreas mineradas apresentam um valor especial. Antonovics e Bradshaw (1970) foram os primeiros a notar que a intensidade de seleção contra genótipos intolerantes muda de forma abrupta na borda de áreas contaminadas, e que as populações nessas áreas contaminadas podem diferir muito em sua tolerância aos metais pesados em distâncias pequenas, de apenas 1,5 m (p. ex., o capim-doce [*Anthoxanthum odoratum*]). Posteriormente, cultivares de gramíneas tolerantes a metais foram selecionadas para a produção comercial no Reino Unido para serem usadas em solos neutros ou alcalinos contaminados por chumbo ou zinco (*Festuca rubra* cv 'Merlin'), rejeitos acidíferos de chumbo ou zinco (*Agrostis capillaris* cv 'Goginan') e rejeitos acidíferos de cobre (*A. capillaris* cv 'Parys') (Baker, 2002).

Como as plantas não podem locomover-se, muitas espécies que são características de solos metalíferos desenvolveram sistemas bioquímicos para a obtenção de nutrientes, desintoxicação e controle de condições geoquímicas locais (de fato, elas ajudam a criar as condições apropriadas ao seu nicho fundamental). A *fitorremediação* envolve o estabelecimento dessas plantas em solos contaminados, a fim de auxiliar na redução das concentrações de metais pesados e outras substâncias tóxicas. Ela pode ser realizada de várias formas (Susarla *et al.*, 2002). A *fitoacumulação* ocorre quando o contaminador é absorvido pelas plantas, mas não é degradado rápida ou completamente: essas plantas, como a erva *Thlaspi caerulescens*, que hiperacumula o zinco, são cultivadas para remover o contaminador e, depois, substituídas. A *fitoestabilização*, por outro lado, aproveita a capacidade dos exsudados de raízes de precipitarem os metais pesados e, assim, reduzirem sua disponibilidade para os seres vivos. Finalmente, a *fitotransformação* envolve a eliminação de um contaminador pela ação de enzimas vegetais; por exemplo, álamos híbridos *Populus deltoides* × *P. nigra* têm uma capacidade notável para degradar o TNT (2,4,6-trinitrotolueno) e são promissores na restauração de depósitos de lixo bélico. Lembre-se que os microrganismos também são usados para a remediação em casos de poluição.

Às vezes, o objetivo dos gestores ambientais é restaurar a paisagem para o benefício de uma dada espécie. A lebre européia (*Lepus europaeus*) é um exemplo. O seu nicho fundamental inclui paisagens criadas pela atividade humana ao longo dos séculos. As lebres são mais comuns em áreas cultivadas, mas suas populações têm diminuído onde a agricultura é muito intensiva. Por isso, a espécie está atualmente protegida por lei. Vaughan e colaboradores (2003) fizeram uma pesquisa por correspondência junto a produtores rurais (1.050 responderam) para investigar a relação entre a abundância de lebres e o manejo atual da terra. Seu objetivo era estabelecer as características-chave das duas dimensões mais importantes do nicho das lebres, isto é, a disponibilidade de recursos (culturas consumidas pelas lebres) e a disponibilidade de hábitat, para, então, propor ações de manejo para manter e restaurar paisagens benéficas para a espécie. As lebres eram mais comuns em terras aradas, em especial naquelas cultivadas com trigo e beterraba e onde havia terras de pousio (áreas não-utilizadas para cultivo por um certo período). Elas eram menos comuns em pastagens, mas sua abundância aumentava se houvesse pasto 'melhorado' (arado, semeado com uma mistura de gramíneas e fertilizado), algumas culturas aráveis ou áreas arborizadas (Tabela 7.1). A fim de aumentar a distribuição e a abundância das lebres, as recomendações de Vaughan e colaboradores (2003) incluíram a provisão de forragem e cobertura anual contra a raposa (*Vulpes vulpes*) em todas as fazendas, a provisão de áreas arborizadas, pasto melhorado e culturas aráveis nas

TABELA 7.1 Variáveis do hábitat com potencial para determinar a abundância de lebres (estimada por meio da freqüência de avistamentos), analisadas separadamente para terras aráveis e pastagens. A análise não foi realizada para aquelas variáveis nas quais menos de 10% dos produtores rurais responderam (–). Para aquelas variáveis que foram significativamente relacionadas à presença ou à ausência de lebres segundo os produtores rurais (*, $P < 0{,}05$; **, $P < 0{,}01$; ***, $P < 0{,}001$), os descritores associados com a maior freqüência de avistamentos são mostrados em negrito (segundo Vanughan *et al.*, 2003)

Variável	*Descritor da variável*	*Terras aráveis*	*Pastagens*
Trigo	Trigo *Triticum aestivum* (não, sim)	***	–
Cevada	Cevada (não, sim)	**	–
Cereal	Outros cereais (não, sim)	NS	–
Primaveril	Qualquer cereal cultivado na primavera? (não, sim)	*	–
Milho	Milho (não, sim)	NS	–
Nabo	Nabo *Brassica napus* (não, sim)	**	–
Legumes	Ervilha/feijão/trevo *Trifolium* sp. (não, sim)	**	–
Linhaça	Linho *Linum usitatissimum* (não, sim)	NS	–
Horticultura	Safras de horticultura (não, sim)	NS	–
Beterraba	Beterraba *Beta vulgaris* (não, sim)	***	–
Arável	Presença de safras aráveis (ver texto; não, sim)	–	**
Gramineas	Gramineas (incluindo *ley*, não-permanente) (não, sim)	NS	–
Tipo de pasto	*Ley*, melhorado, semimelhorado, sem melhoria	NS	***
Pousio	Presença de terras desocupadas/de pousio (não, sim)	***	–
Arborização	Presença de áreas arborizadas/pomares (não, sim)	NS	*

NS = não-significativa

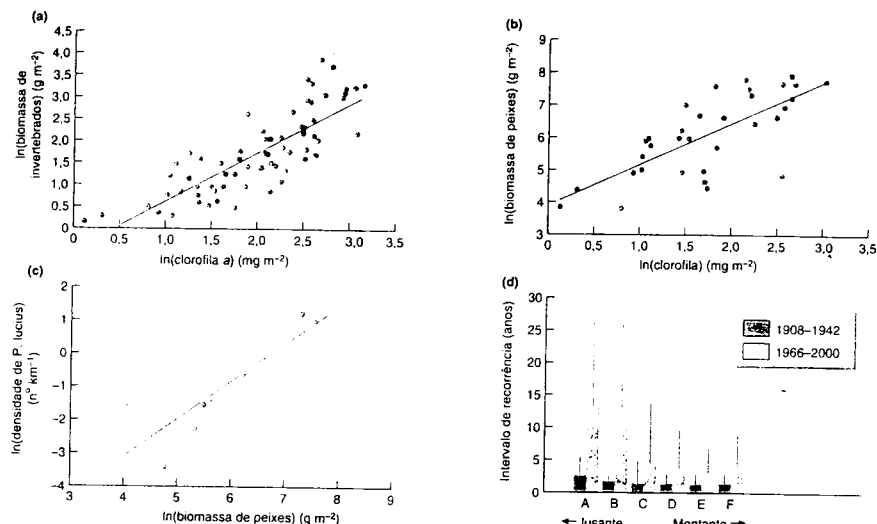



FIGURA 7.2 Inter-relações entre parâmetros biológicos medidos em um conjunto de braços do rio Colorado, a fim de determinar as causas básicas do declínio da distribuição das carpas-gigantes do Colorado. (a) Biomassa de invertebrados × biomassa de algas (clorofila *a*). (b) Biomassa de peixes que servem de presa das carpas-gigantes × biomassa de algas. (c) Densidade de carpas-gigantes × biomassa de peixes-presa (estimada pela taxa de captura por minuto por meio da pesca elétrica). (d) Intervalo médio de recorrência de descargas necessárias para produzir uma mobilização geral do leito do rio e remover o lodo e a areia que seriam acumulados em seis braços do rio Colorado (para os quais existem registros históricos) durante períodos recentes (1966-2000) e anteriores à regulação (1908-1942). As linhas acima dos histogramas mostram os intervalos de recorrência máximos (segundo Osmundson *et al.*, 2002).

pastagens e a provisão de trigo, beterraba e terras de pousio nas fazendas aráveis.

Uma das influências humanas mais comuns sobre os ecossistemas fluviais têm sido a regulação de sua descarga. Assim, a restauração dos rios com freqüência envolve o restabelecimento de aspectos do regime de fluxo natural. A captação de água para uso agrícola, industrial e doméstico mudou a hidrografia (padrões de descarga) dos rios tanto pela redução de sua descarga (volume por unidade de tempo) quanto pela alteração dos padrões de fluxo diários e sazonais. A rara carpa-gigante do Colorado, (*Ptychocheilus lucius*), é um peixe piscívoro (comedor de peixes) que está agora restrita às cabeceiras do rio Colorado. Sua distribuição atual está correlacionada positivamente à biomassa de suas presas, a qual depende da biomassa de invertebrados dos quais os peixes se alimentam, e esta, por sua vez, está positivamente correlacionada com a biomassa de algas, a base da teia alimentar (Figura 7.2a-c). Osmundson e colaboradores (2002) sugerem que a raridade de *P. lucius* pode ser traçada até o acúmulo de sedimento fino (que reduz a produtividade das algas) nas regiões à jusante do rio. Os sedimentos finos não fazem parte do nicho fundamental de *P. lucius*. Historicamente, o degelo da neve na primavera com freqüência produzia fluxos de descarga com força para mobilizar o leito dos rios e remover a maior parte do lodo e da areia que se acumulavam. Em decorrência da regulação dos rios, contudo, o intervalo médio de recorrência dessas descargas aumentou de uma vez a cada 1,3 a 2,7 anos para apenas uma vez a cada 2,7 a 13,5 anos (Figura 7.2d), o que causou um aumento no período de acúmulo de sedimentos finos.

Grandes descargas também podem influenciar os peixes de outras maneiras, como mantendo canais e outros elementos da heterogeneidade do hábitat e melhorando as condições do substrato para a desova (elementos do nicho fundamental de algumas espécies). Os gestores devem visar à incorporação de aspectos ecológicos importantes da hidrografia natural de um rio nos esforços de restauração fluvial, mas isso é mais fácil de ser dito do que feito. Jowett (1997) descreve três abordagens geralmente utilizadas para definir as descargas mínimas: o fluxo histórico, a geometria hidráulica e a avaliação do hábitat. A primeira abordagem assume que uma determinada porcentagem da descarga média é necessária para manter um ecossistema fluvial "saudável": 30% são em geral usados como norma prática. Os métodos hidráulicos relacionam a descarga à geometria hidráulica dos canais (com base em

múltiplas medidas de secções transversais dos rios); a profundidade e a largura de um rio começam a diminuir abruptamente com descargas abaixo de uma certa porcentagem da descarga média (10% em certos rios) e este ponto de inflexão é, às vezes, usado como base para determinar a descarga mínima. Finalmente, os métodos de avaliação do hábitat baseiam-se nas descargas que atendem a critérios ecológicos específicos, como uma certa quantidade de hábitat de alimentação para determinadas espécies de peixes. Os gestores precisam tomar cuidado com as suposições simplistas inerentes a essas várias abordagens, pois como vimos no caso das carpas-gigantes do Colorado, a integridade de um ecossistema fluvial pode requerer algo mais do que a mera determinação de uma descarga mínima, como descargas infreqüentes, mas com capacidade para transportar os sedimentos finos.

7.2.2 Lidando com as invasões

Não é possível visualizar o nicho multidimensional de uma espécie quando mais de três dimensões estão envolvidas (ver Capítulo 2). Contudo, uma técnica matemática chamada *ordenação* (discutida em mais detalhe na Seção 16.3.2) nos permite analisar e representar múltiplas espécies e variáveis ambientais simultaneamente em um mesmo gráfico, cujas duas dimensões combinam as mais importantes dimensões do nicho. Espécies com nichos semelhantes aparecem próximas no gráfico. Os fatores ambientais influentes aparecem como setas que indicam a direção na qual aumentam dentro das duas dimensões do gráfico. Marchetti e Moyle (2001) usaram um método de ordenação chamado análise de correspondência canônica para descrever como um conjunto de espécies de peixes – 11 nativas e 14 invasoras – se relacionam a fatores ambientais em múltiplos locais ao longo de um rio com fluxo regulado na Califórnia (Figura 7.3). Ficou claro que as espécies nativas e invasoras ocuparam diferentes partes do nicho: a maioria das espécies nativas ocorreu em locais associados a descargas médias mais altas ($m^3 s^{-1}$), boa cobertura do dossel (níveis mais altos de porcentagem de sombra), menores concentrações de nutrientes vegetais (menor condutividade, μS), temperaturas mais baixas (°C) e menos hábitats de remanso no riacho (isto é, maior porcentagem de hábitats de água corrente, rasos e de cascata). Essa combinação de variáveis reflete as condições naturais do riacho.

FIGURA 7.3 Plotagem dos resultados da análise de correspondência canônica (dois primeiros eixos ACC) mostrando as espécies de peixes nativos ( ), as espécies introduzidas invasoras ( ) e cinco variáveis ambientais influentes (as setas representam a correlação das variáveis físicas com os eixos canônicos) (segundo Marchetti e Moyle, 2001).

O padrão observado entre as espécies introduzidas foi geralmente o oposto: as espécies invasoras foram favorecidas pela atual combinação de condições resultantes da regulação da água. Essa regulação reduziu a descarga e aumentou a representatividade de hábitats de remanso com fluxo mais lento, removeu a vegetação ripária, causando a elevação da temperatura do rio, e aumentou a concentração de nutrientes pelo escoamento agrícola e doméstico. Marchetti e Moyle (2001) concluíram que a restauração dos regimes de fluxo mais naturais é necessária para limitar o avanço dos invasores e estancar o declínio contínuo dos peixes nativos nessa parte do oeste dos Estados Unidos. Não se deveria imaginar, contudo, que os invasores inevitavelmente não se dão tão bem em regimes de fluxo "natural". A truta marrom invasora (*Salmo trutta*) parece se dar melhor do que alguns peixes nativos da família Galaxiidae nos riachos da Nova Zelândia em situações de alta descarga (Townsend, 2003).

Dentre os táxons invasores responsáveis por perdas econômicas, os peixes representam um componente relativamente insignificante. A Tabela 7.2 analisa as dezenas de milhares de invasores exóticos nos EUA dentro de uma variedade de grupos taxonômicos. Entre eles, a *yellow star thistle* (*Centaurea solstitialis*) é uma erva daninha que domina mais de 4 milhões de hectares na Califórnia, provocando a perda total de pastagens ora produtivas. Estima-se que os ratos destroem US$19 bilhões, em grãos armazenados por ano nos Estados Unidos, além de causarem incêndios ao roerem fios elétricos, poluírem gêneros alimentícios, espalharem doenças e predarem espécies nativas. A formiga lava-pés vermelha (*Solenopsis invicta*) mata aves domésticas, lagartos, serpentes e aves que nidificam no solo; apenas no Texas seu dano nas criações de animais domésticos, na vida selvagem e na saúde pública é estimado em cerca de US$300 milhões por ano, o qual é somado aos US$200 milhões gastos em seu controle. Grandes populações do mexilhão-zebra (*Dreissena polymorpha*) ameaçam os mexilhões nativos e outros componentes da fauna, não apenas por meio da redução da disponibilidade de alimento e oxigênio, mas também pelo seu sufocamento. Os mexilhões também invadem e obstruem canos de captação de água, e milhões de dólares são gastos na sua extração de estações de tratamento de água e usinas hidrelétricas. Em geral, as pragas de

TABELA 7.2 Custos anuais estimados (em bilhões de dólares) associados às espécies invasoras nos Estados Unidos. Os grupos taxonômicos estão organizadas em ordem decrescente de seus custos totais (Segundo Pimentel *et al.*, 2000)

Tipo de organismo	*Número de espécies invasoras*	*Principais culpados*	*Perdas e danos*	*Custo do controle*	*Custo total*
Micróbios (patogênicos)	> 20.000	Patógenos de culturas agrícolas	32,1	9,1	41,2
Mamíferos	20	Ratos e gatos	37,2	ND	37,2
Plantas	5.000	Ervas daninhas de culturas agrícolas	24,4	9,7	34,1
Artrópodes	4.500	Pragas de culturas agrícolas	17,6	2,4	20
Aves	97	Pombos	1,9	ND	1,9
Moluscos	88	Mariscos asiáticos, Mexilhões-zebra	1,2	0,1	1,3
Peixes	138	Carpa "grass", etc.	1	ND	1
Répteis e anfíbios	53	Serpente arborícola marrom	0,001	0,005	0,006

ND = dados não-disponíveis.

culturas agrícolas, incluindo as ervas daninhas, os insetos e os agentes patogênicos, provocam os maiores custos econômicos. Além disso, a importação de organismos que causam doenças no homem, principalmente os vírus HIV e da gripe, custam US$7,5 bilhões em tratamento e causam 40 mil mortes por ano (ver Pimentel *et al.*, 2000, para maiores detalhes e referências).

As plantas alienígenas das Ilhas Britânicas ilustram um número de aspectos acerca das espécies invasoras e dos nichos que elas ocupam (Godfray e Crawley, 1998). As espécies cujos nichos englobam áreas onde o homem mora ou trabalha possuem uma maior probabilidade de serem transportadas para novas regiões, onde tenderão a ser depositadas em hábitats semelhantes àqueles de sua região de origem. Assim, um maior número de espécies invasoras é encontrado em hábitats perturbados próximos a centros de transporte, e um menor número é encontrado em áreas montanhosas remotas (Figura 7.4a). Além disso, mais invasores chegam de locais próximos (p. ex., Europa) ou de locais remotos cujo clima (e, conseqüentemente, o nicho do invasor) assemelha-se àquele encontrado na Inglaterra (Figura 7.4b). Observe o pequeno número de plantas alienígenas de ambientes tropicais; essas espécies em geral são incapazes de sobreviver ao inverno britânico. Shea e Chesson (2002) usam a expressão *oportunidade de nicho* – em termos de uma alta disponibilidade de recursos e condições físico-químicas apropriadas (juntamente com a ausência ou escassez de inimigos naturais) – para descrever o potencial de uma dada região em permitir que um invasor tenha sucesso. Eles observam que as atividades humanas freqüentemente alteram as condições ambientais, fornecendo oportunidades de nicho para os invasores – a regulação dos rios é um exemplo. Nem todas as espécies invasoras causam prejuízos ecológicos e perdas econômicas óbvias; na verdade, alguns ecólogos distinguem as espécies exóticas que se estabelecem sem conseqüências significativas daquelas que eles consideram "verdadeiramente invasoras" – cujas populações aumentam "explosivamente" em seu novo ambiente, causando impactos significativos sobre as espécies locais. Os gestores precisam distinguir os novos invasores potenciais tanto em relação à sua probabilidade de estabelecimento, se eles chegarem em uma nova região (em grande parte dependente das necessidades de seu nicho), quanto à sua probabilidade de provocar conseqüências dramáticas na comunidade receptora (isto será tratado no Capítulo 22). As estratégias de manejo necessárias para a eliminação de pragas invasoras normalmente exigem um entendimento da dinâmica das populações envolvidas. Esse assunto será discutido no Capítulo 17.

(a)

(b)

FIGURA 7.4 A flora alienígena das Ilhas Britânicas: (a) segundo o tipo de comunidade (observe o grande número de alienígenas nos hábitats abertos e perturbados próximos aos assentamentos humanos) e (b) segundo a origem geográfica (refletindo a proximidade, o comércio e a semelhança climática) (segundo Godfray e Crawley, 1988).

7.2.3 Conservação de espécies ameaçadas de extinção

a ecologia do nicho e a seleção de unidades de conservação

A conservação de espécies sob risco de extinção com freqüência envolve o estabelecimento de áreas protegidas e, às vezes, a translocação de indivíduos para novos locais. Ambas as abordagens deveriam ser embasadas em considerações acerca das necessidades do nicho das espécies em questão.

O hábitat, no México, onde as borboletas-monarca (*Danaus plexippus*) passam o inverno é absolutamente crítico para elas, que se reproduzem no sul do Canadá e leste dos Estados Unidos. As borboletas formam densas colônias em florestas de abetos (*Abies religiosa*) em 11 montanhas separadas no México central. Um grupo de especialistas foi organizado para definir objetivos, levantar e analisar os dados disponíveis e produzir soluções alternativas viáveis ao problema da maximização da proteção dos hábitats de inverno concomitantemente à minimização da inclusão de terras de valor para a indústria madeireira (Bojorquez-Tapia *et al.*, 2003). Como em muitas áreas da ecologia aplicada, critérios ecológicos e econômicos devem ser avaliados em conjunto. As dimensões críticas do nicho de inverno das monarcas incluem condições relativamente quentes e úmidas (permitindo a sobrevivência e a conservação de energia para a viagem de retorno ao norte) e a disponibilidade de cursos de água (recurso) em que as borboletas bebem água em dias ensolarados e quentes. A maioria das áreas com colônias conhecidas está localizada em florestas de encosta com inclinação moderada, em altas altitudes (> 2.890 m), voltadas para o sul ou sudoeste e distantes, no máximo, 400 m de cursos de água (Figura 7.5). De acordo com o grau de aproximação das áreas com as características ótimas do hábitat das monarcas no México central e considerando o desejo de minimizar a inclusão do principal hábitat para a atividade de extração de madeira, um sistema de informações geográficas (SIG) foi usado para delinear três cenários. Esses cenários apresentaram diferenças de acordo com a área que o governo poderia aceitar disponibilizar para a conservação da borboleta-monarca (4.500 ha, 16.000 ha ou uma área ilimitada) (Figura 7.6). Os especialistas preferiram o cenário sem limitação da dimensão da área, o qual resultou na necessidade de 21.727 ha de reservas (Figura 7.6c). Apesar do fato de sua recomendação ter recaído sobre a opção de maior custo, ela foi aceita pelas autoridades.

a distribuição atual nem sempre coincide com as condições de nicho ótimas

A elucidação do nicho fundamental das espécies que foram conduzidas a uma raridade extrema não é fácil. O "tahake" (*Porphyrio hochstetteri*), um frango-d'água gigante, é uma das duas únicas espécies de uma guilda de grandes aves herbívoras que não voam que dominavam a paisagem da Nova Zelândia pré-humana (Figura 7.7). De fato, acreditava-se que ela estava extinta até a descoberta de uma pequena população localizada nas remotas e climaticamente extremas Montanhas Murchison no sudeste da South Island, em 1948 (Figura 7.7). Desde então, grandes esforços de conservação têm envolvido o manejo de seu hábitat, sua reprodução em cativeiro, solturas nas Montanhas Murchison e áreas próximas e translocação para ilhas a pouca distância da praia que não possuem os mamíferos introduzidos pelo homem, os quais estão dispersos atualmente por todo o continente (Lee e Jamieson, 2001). Alguns ecólogos argumentam que, devido ao fato do "tahake" ser um especialista em pastagens (touceiras altas da gramínea do gênero *Chionochloa* são o seu principal alimento) e estar adaptado à zona alpina, eles não se dariam muito bem fora deste nicho (Mills *et al.*, 1984). Outros profissionais baseiam-se no registro fóssil, o qual indica que a espécie foi outrora comum e ocorria principalmente em altitudes abaixo dos 300 m (com freqüência em áreas costeiras – Figura 7.7) onde estava associada a um mosaico de floresta, capoeiras e campos. Estes ecólogos defendem que o "tahake" pode estar bem-adaptado para viver nas ilhas livres dos mamíferos invasores. De fato, os céticos estavam errados ao pensarem que as populações translocadas para as ilhas não se tornariam auto-sustentáveis (o "tahake" já foi introduzido com sucesso em quatro ilhas), mas parece que estavam certos ao acreditar que as ilhas não forneceriam um hábitat ótimo: as aves das ilhas apresentam um menor sucesso de incubação e criação de ninhegos do que as aves das montanhas (Jamieson e Ryan, 2001). O nicho fundamental do "tahake" provavelmente engloba uma grande parte da paisagem da South Island, mas a espécie ficou confinada a um nicho efetivo muito mais estreito pelos humanos que a caçaram e pelos mamíferos invasores, como o cervo-vermelho (*Cervus elaphus scoticus*), que compete com ela por alimento, e o

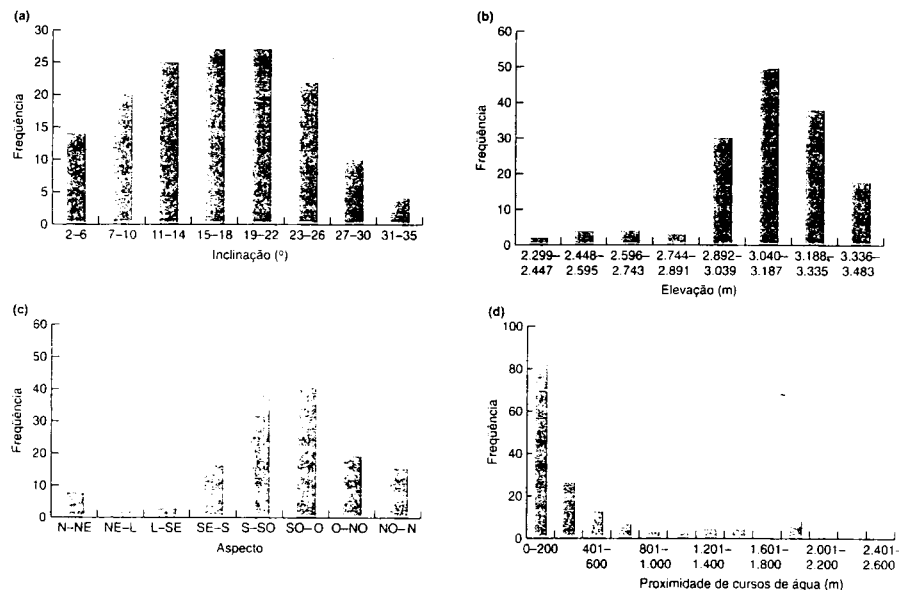



FIGURA 7.5 Distribuição de freqüências observadas de 149 colônias de inverno de borboletas-monarca no México central em relação à/ao: (a) inclinação, (b) elevação, (c) aspecto e (d) proximidade de cursos de água (segundo Bojorquez-Tapia *et al.*, 2003).

(a) (b) (c)

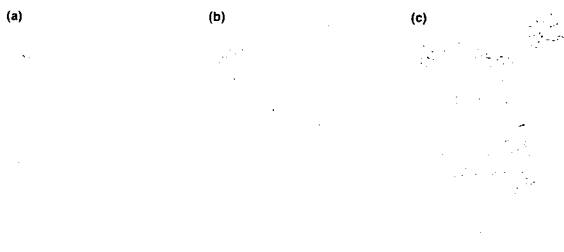



FIGURA 7.6 Distribuição ótima de reservas de inverno para as borboletas-monarca nas montanhas do México central (áreas coloridas) segundo três cenários: (a) área limitada em 4.500 ha, (b) área limitada em 16.000 ha e (c) sem limitação da dimensão da área (a área incluída tem 21.727 ha). As linhas alaranjadas representam os limites entre as áreas de represamento de rios. O cenário (c) foi aceito pelas autoridades para o estabelecimento da "Reserva da Biosfera da Borboleta-Monarca" do México (segundo Bojorquez-Tapia *et al.*, 2003).

arminho (*Mustella erminea*), que a preda. A distribuição atual de espécies como o "tahake", as quais têm sido empurradas para muito próximo da extinção, pode fornecer informação incompleta sobre os requisitos de seu nicho. É provável que nem as Montanhas Murchison e sequer as ilhas próximas à costa (com pastagens, em vez de touceiras de gramíneas) coincidam com o conjunto ideal de condições e recursos do nicho fundamental do "tahake". Reconstruções históricas da distribuição de espécies ameaçadas podem auxiliar os gestores a identificar os melhores locais para o estabelecimento de reservas.

7.3 Teoria bionômica e manejo

Vimos no Capítulo 4 que certas combinações de características ecológicas ajudam a determinar os padrões de fecundidade e sobrevivência, os quais, por sua vez, determinam a distribuição e a abundância das espécies no espaço e no tempo. Nesta seção, consideraremos a possibilidade de que certas características podem ser úteis aos gestores preocupados com a restauração, a biossegurança e o risco de extinção de espécies raras.

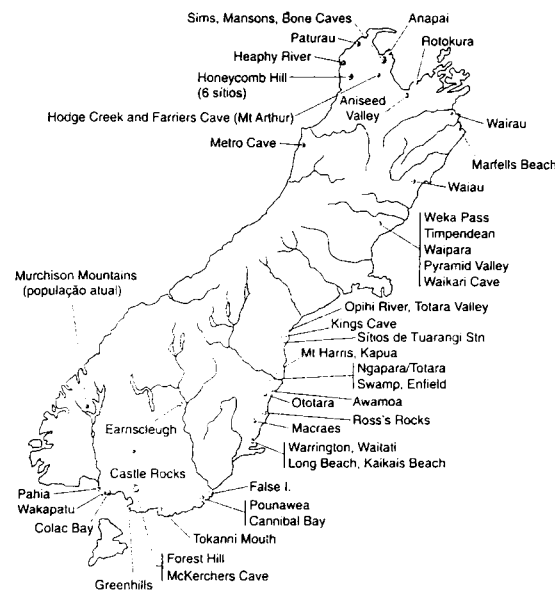



FIGURA 7.7 Localização de ossos fossilizados de "tahake" na South Island da Nova Zelândia (segundo Trewick e Worthy, 2001).

7.3.1 Características das espécies como prognósticos para a restauração efetiva

Pywell e colaboradores (2003) reuniram os resultados publicados de 25 experimentos que visaram à restauração de campos ricos em espécies a partir de terras que haviam sido "melhoradas" para servirem de pastagem ou usadas para agricultura. Eles desejavam relacionar o desempenho das plantas às suas bionomias. Com base nos resultados dos primeiros quatro anos da restauração, eles calcularam um índice de desempenho para gramíneas (13 espécies) e *forbs* (45 espécies; *forbs* são definidas como plantas herbáceas que não se parecem com gramíneas) normalmente semeados. O índice, calculado para cada um dos quatro anos, foi baseado na proporção de *parcelas* (0,4 × 0,4 m ou maiores) que continham a espécie em tratamentos onde aquela espécie era semeada. A análise da bionomia incluiu 38 características das plantas, abrangendo a longevidade das sementes no banco de sementes, a viabilidade da semente, a taxa de crescimento da plântula, a forma de vida e a estratégia bionômica (p. ex., competitividade, tolerância ao estresse e habilidade de colonização [ruderalidade]) (Grime *et al.*, 1988) e a época dos eventos de seu ciclo de vida (como a germinação, a floração e a dispersão de sementes). As gramíneas com melhor desempenho foram *Festuca rubra* e *Trisetum flavescens* (índices médios de desempenho de 0,77 nos quatro anos); e, entre as *forbs*, especialmente *Leucanthemum vulgare* (0,50) e *Achillea mellefolium* (0,40) tiveram sucesso. As gramíneas, as quais apresentaram poucas relações entre as características das espécies e os seus desempenhos (apenas a ruderalidade esteve positivamente correlacionada), superaram as *forbs*. Dentre estas últimas, o bom estabelecimento esteve ligado à capacidade de colonização, à porcentagem de germinação das sementes, à germinação de outono, ao crescimento vegetativo, à longevidade do banco de sementes e ao hábito generalista em relação ao hábitat, e a capacidade competitiva e a taxa de crescimento das plântulas aumentaram em importância como determinantes de sucesso ao longo do tempo (Tabela 7.3). Os tolerantes ao estresse, os especialistas em hábitat e as espécies de hábitats inférteis tiveram um mau desempenho (em parte como reflexo da alta disponibilidade de nutrientes residuais de muitos campos restaurados). Pywell e colaboradores (2003) acreditam que a eficiência da restauração poderia ser melhorada pela semeadura apenas de espécies com as características ecológicas identificadas. Contudo, como isso causaria uma uniformidade entre os campos restaurados, eles também sugerem que espécies desejáveis, mas que apresentam

TABELA 7.3 Características ecológicas das *forbs* que apresentaram uma relação significativa com o desempenho das plantas entre e o 1º e o 4º anos após a semeadura em experimentos de restauração de campos. O sinal indica se a relação foi positiva ou negativa (segundo Pywell *et al.*, 2003)

Característica	*n*	*Ano 1*	*Ano 2*	*Ano 3*	*Ano 4*
Ruderalidade (capacidade de colonização)	39	+ *	NS	NS	NS
Germinação no outono	42	+ *	NS	NS	NS
Germinação (%)	43	+ **	+ *	+ *	NS
Taxa de crescimento da plântula	21	NS	+ *	+ **	+ *
Capacidade competitiva	39	+ *	+ **	+ ***	+ ***
Crescimento vegetativo	36	+ **	+ *	+ *	+ *
Longevidade do banco de sementes	44	+ *	+ *	+ *	+ *
Tolerância ao estresse	39	– **	– **	– ***	– ***
Hábito generalista	45	+ **	+ **	+ **	+ **

* = $P < 0{,}05$; ** = $P < 0{,}01$; *** = $P < 0{,}001$; *n* = número de espécies na análise; NS = não-significativa.

um baixo desempenho, deveriam ser auxiliadas por meio de sua introdução vários anos após o início da restauração, quando as condições ambientais são mais favoráveis ao seu estabelecimento.

7.3.2 Características das espécies como prognósticos para a definição de prioridades de biossegurança

...para estabelecer prioridades no tratamento de espécies invasoras...

Um grande número de espécies tem invadido locais muito distantes no planeta (p. ex., o arbusto *Lantana camara* [Figura 7.8], o estorninho *Sturnus vulgaris* e o rato *Rattus rattus*), induzindo-nos a perguntar se os invasores de sucesso compartilham características que aumentam suas chances de invasão bem-sucedida (Mack *et al.*, 2000). Se fosse possível produzir uma lista de características associadas a invasão bem-sucedida, os gestores teriam boas condições de avaliar os riscos de estabelecimento e, assim, poderiam priorizar os potenciais invasores e delinear procedimentos adequados de biossegurança (Wittenberg e Cock, 2001). O sucesso de alguns táxons invasores tem um elemento de previsibilidade. Das cerca de 100 espécies de pinheiros introduzidas nos EUA, por exemplo, o conjunto que invadiu com sucesso os hábitats nativos é caracterizado por sementes pequenas, um curto intervalo entre sucessivas produções maciças de sementes e um curto período juvenil (Rejmanek e

FIGURA 7.8 O arbusto *Lantana camara*, um exemplo de invasor muito bem-sucedido, foi transportado deliberadamente de sua área de ocorrência original (área sombreada) para regiões subtropicais e tropicais muito distantes, onde se disseminou e aumentou em número até atingir proporções de praga (segundo Cronk e Fuller, 1995).

Richardson, 1996). Na Nova Zelândia, há um registro preciso dos sucessos e fracassos nas tentativas de introdução de aves. Sol e Lefebvre (2000) observaram que o sucesso da invasão aumenta com o esforço de introdução (número de tentativas e número de indivíduos desde a colonização européia), o que não é uma surpresa. O sucesso de invasão também foi maior para espécies nidífugas cujos jovens não são alimentados pelos pais (como as aves cinegéticas), espécies não-migratórias e, em especial, aves com cérebros relativamente grandes. A relação com o tamanho do cérebro é em parte uma conseqüência das espécies nidífugas terem cérebros maiores, mas provavelmente também reflita uma maior flexibilidade comportamental; os invasores bem-sucedidos possuem mais registros de utilização de novos alimentos ou da adoção de novas técnicas de alimentação citados na literatura (média para 28 espécies=1,96, desvio-padrão=3,21) do que as espécies que não obtiveram sucesso (média para 48 espécies=0,58, desvio-padrão=1,01).

Apesar de indicações de previsibilidade do sucesso de invasão para alguns táxons relacionada à alta fecundidade (p. ex., produção de sementes nos pinheiros) e a nichos largos (p. ex., flexibilidade comportamental nas aves), as exceções a essas "regras" são comuns, e existe um número muito maior de casos nos quais nenhuma relação foi encontrada. Este fato levou Williamson (1999) a indagar se as invasões seriam mais previsíveis do que os terremotos. O melhor prognóstico da probabilidade de sucesso de invasão de uma espécie é o seu sucesso anterior como invasor em outro local. Porém, isso apenas fornece dicas úteis aos gestores responsáveis por controlar as invasões para priorizar os potenciais invasores de suas respectivas regiões.

7.3.3 Características das espécies como prognósticos para o estabelecimento de prioridades de conservação e de manejo de exploração

Os gestores seriam mais capazes de priorizar as espécies que necessitam de intervenções de conservação se fosse possível prever, com base nas características das espécies, aquelas que enfrentam o maior risco de extinção. Com isto em mente, Angermeier (1995) analisou as características de 197 espécies de peixes de água doce historicamente nativos do estado da Virgínia, EUA, observando em particular as características de 17 espécies atualmente extintas no estado e de outras nove consideradas ameaçadas devido a uma redução significativa de suas áreas de ocorrência. A maior vulnerabilidade das espécies especialistas foi particularmente interessante. Assim, as espécies cujo nicho incluía apenas um tipo geológico (dos vários presentes na Virgínia), aquelas restritas à água corrente (em contrapartida à ocorrência tanto em água corrente quanto parada) e aquelas que incluíam apenas uma categoria de alimento em sua dieta (isto é, 100% piscívoros, insetívoros, herbívoros ou detritívoros em contrapartida a onívoros que utilizam duas ou mais categorias de alimento) apresentaram uma maior probabilidade de extinção local. Seria possível supor que os predadores de topo de cadeia correriam maior risco de extinção do que as espécies de níveis tróficos mais baixos, cujo suprimento alimentar é mais estável. Em um estudo sobre espécies de besouros em hábitats florestais experimentalmente fragmentados (comparados à floresta contínua), Davies e colaboradores (2000) detectaram que, dentre as espécies cuja densidade diminuiu, as carnívoras (10 espécies, redução média da população de 70%) de fato declinaram mais do que as espécies que se alimentam de madeira morta ou outro tipo de detrito (cinco espécies, redução média da população de 25%).

Um padrão que se tem repetido é que o risco de extinção tende a ser mais alto para aquelas espécies com maior tamanho corporal. A Figura 7.9 ilustra esse padrão entre os marsupiais australianos que foram extintos nos últimos 200 anos ou que estão atualmente ameaçados. Algumas regiões geográficas (p. ex., zonas áridas comparadas a mésicas) e alguns táxons (p. ex., *potoroos*, *bettongs*, *bandicoots* e *bilbies*) têm sofrido com taxas de extinção/ameaça mais altas do que outros, mas a relação mais forte é entre o tamanho corporal e o risco de extinção (Cardillo e Bromham, 2001). Lembre-se que o tamanho corporal é parte de uma síndrome bionômica comum (essencialmente r/K) que associa o grande tamanho, a maturidade sexual tardia e a baixa alocação de energia para a reprodução (ver Seção 4.12).

Cortes (2002) explorou a relação entre o tamanho corporal, a idade da maturidade sexual, o tempo de geração e a taxa finita de crescimento populacional λ (referida na Seção 4.7 como R) por meio da elaboração de tabelas de vida com estruturação etária (ver Capítulo 4) para 41 populações de 38 espécies de tubarões estudadas ao redor do mundo. Uma plotagem tridimensional de λ em relação ao tempo de geração e à idade da maturidade sexual mostra o que Cortes (2002) chama de um *continuum* "rápido-lento", no qual as espécies caracterizadas por uma maturidade precoce, um tempo de geração curto e geralmente um alto λ se situam no extremo do lado rápido do espectro (canto inferior direito da Figura 7.10a). As espécies situadas no lado lento do espectro apresentaram o padrão oposto (Figura 7.10a, à esquerda), além de mostrarem uma tendência a possuírem um grande tamanho corporal (Figura 7.10b). Cortes (2002) avaliou, ainda, a capacidade de várias espécies de responderem a mudanças na sobrevivência (devido, por exemplo, a perturbações humanas, como a poluição e a pesca). Os tubarões "rápidos", como *Sphyrna tiburo*, podiam compensar uma perda de 10% na sobrevivência de adultos ou juvenis aumentando a taxa de natalidade. Por outro lado, deve-se ter um cuidado especial ao considerar a situação de espécies geralmente grandes, de crescimento lento e de vida

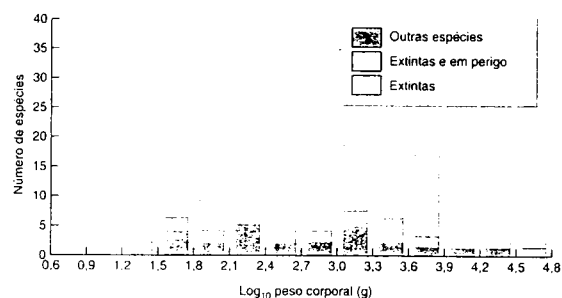



FIGURA 7.9 Freqüência de distribuição do tamanho corporal da fauna de marsupiais terrestres da Austrália, incluindo 25 espécies extintas nos últimos 200 anos (laranja-escuro). Dezesseis espécies atualmente consideradas em perigo são mostradas em cinza (segundo Cardillo e Bonham, 2001).

FIGURA 7.10 Taxa de crescimento populacional λ média de 41 populações de 38 espécies de tubarão em relação a (a) idade na maturidade sexual e tempo de geração e (b) idade da maturidade sexual e comprimento total do corpo (segundo Cortes, 2002).

longa, como *Carcharhinus leucas*. Nesses casos, até mesmo reduções moderadas da sobrevivência de adultos ou, especialmente, de jovens exigem um nível de compensação em termos de fecundidade ou sobrevivência logo após o nascimento que tais espécies não conseguem atender. As raias (Rajidae) fornecem uma ilustração gráfica do alerta de Cortes. Das 230 espécies do mundo, há evidências de que apenas quatro sofreram extinções locais ou uma redução significativa de suas áreas de ocorrência (Figura 7.11a-d). E elas estão entre as maiores de seu grupo (Figura 7.11e). Dulvy e Reynolds (2002) sugerem que outras sete espécies, tão grandes ou maiores que as localmente extintas, deveriam ser priorizadas para um monitoramento cuidadoso.

7.4.1 A restauração e as espécies migratórias

As espécies que passam parte de suas vidas em um hábitat (ou região) e parte em outro (ver Seção 6.4) podem ser afetadas seriamente pelas atividades humanas que influenciam sua capacidade de deslocamento entre eles. As populações em declínio dos arenques de rio (*Alosa pseudoharengus* e *A. aestivalis*) no nordeste dos EUA são um bom exemplo. Essas es-

FIGURA 7.11 Distribuição histórica de quatro raias localmente extintas no noroeste e nordeste do Oceano Atlântico: (a) raia-*barndoor Dipturus laevis*, (b) raia-comum *D. batis*, (c) raia-branca *Rostroraja alba* e (d) raia-*long-nose D. oxyrhinchus*. e = área de extinção local; e? = possível extinção local; p = presente em recentes inventários de pesca; ? = situação desconhecida; a barra de escala representa 150 km. (e) Distribuição de freqüências do tamanho corporal das raias – as quatro espécies localmente extintas são mostradas em laranja-escuro (segundo Dulvy e Reynolds, 2002).

pécies são anádromas: os adultos sobem os rios costeiros para desovar em lagos no período que vai de março a julho, e os peixes jovens permanecem na água doce por 3 a 7 meses antes de migrarem para o oceano. Yako e colaboradores (2002) coletaram amostras de arenques de rio três vezes por semana entre junho e dezembro no rio Santuit, a jusante do Lago Santuit, o qual contém o único hábitat de desova no reservatório. Eles identificaram os períodos de migração como "pico" (> 1.000 peixes por semana^{-1}) ou "total" (> 30 peixes por semana^{-1}, obviamente incluindo o "pico"). Ao medir simultaneamente uma gama de variáveis físico-químicas e bióticas, eles pretendiam identificar os fatores que serviriam para prever a época de migração dos jovens (Figura 7.12). Dessa forma, determinaram que os picos de migração tinham maior probabilidade de ocor-

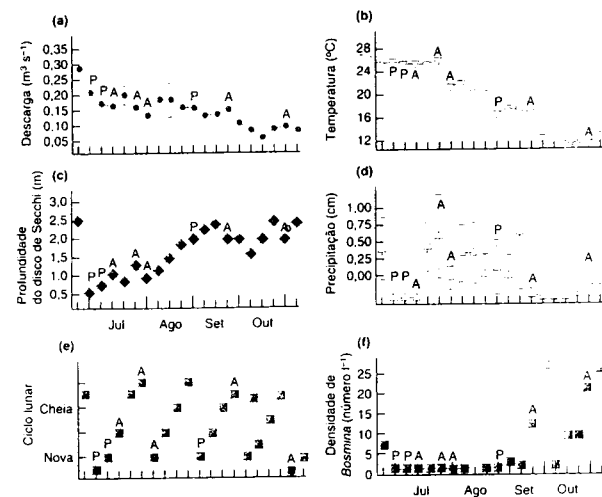



FIGURA 7.12 Variação nas variáveis físicas e bióticas no rio Santuit, EUA, durante o período migratório dos arenques de rio: (a) descarga, (b) temperatura, (c) visibilidade medida com disco de Secchi (valores baixos indicam pouca transmissão de luz devido à alta turbidez), (d) precipitação, (e) ciclo lunar e (f) densidade de *Bosmina*. P indica períodos migratórios de "pico" (>1.000 peixes por semana), P e A juntos indicam "todos" os períodos de migração (> 30 peixes por semana) (segundo Yako *et al.*, 2002).

rência durante períodos de lua nova e quando a densidade de presas importantes (*Bosmina* spp.) no zooplâncton estava baixa. Considerando todos os períodos migratórios em conjunto (30 a 1.000+), foi possível detectar que eles tendiam a ocorrer quando a visibilidade da água era baixa e durante períodos com diminuição da precipitação. Não é incomum que as mudanças na fase lunar influenciem o comportamento animal ao funcionar como dicas ambientais que disparam eventos do ciclo de vida das espécies; no caso dos arenques, a ocorrência de migração próxima à fase de lua nova, quando as noites são escuras, pode reduzir o risco de predação por peixes e aves piscívoras. A queda na disponibilidade do alimento preferido dos arenques também pode desempenhar um papel no estímulo à migração, e isso pode ser exacerbado pela interferência da água turva que dificulta o seu forrageio visual. Modelos de previsão, como o dos arenques do rio, podem ajudar os gestores a identificar os períodos nos quais a descarga do rio precisa ser mantida para coincidir com a migração.

... para restaurar o hábitat de uma população de esquilos em declínio

As populações de esquilos-voadores (*Pteromys volans*) têm diminuído dramaticamente desde a década de 1950 na Finlândia, em especial devido à perda, à fragmentação e à redução da conectividade do hábitat associadas a práticas de silvicultura intensivas. As áreas de floresta natural estão agora separadas por áreas desmatadas e em regeneração. O hábitat central para a reprodução dos esquilos-voadores ocupa apenas uns poucos hectares, mas os indivíduos, especialmente os machos, deslocam-se para dentro e para fora dele e permanecem períodos em uma área de "dispersão" muito maior (1 a 3 km²), e os jovens dispersam de forma permanente dentro dessa área (a Seção 6.7 tratou da variação intrapopulacional da dispersão). Reunanen e colaboradores (2000) compararam a estrutura da paisagem em volta das áreas de vida conhecidas de esquilos-voadores (63 locais) com áreas selecionadas ao acaso (96 locais) para determinar os padrões florestais que favoreciam os esquilos. Eles detectaram, primeiramente, que os tipos de paisagem podiam ser divididos em hábitat de reprodução ótimo (florestas mistas de espruce e decíduas), hábitat de dispersão (florestas de pinheiros e florestas jovens) e hábitat impróprio (áreas de regeneração recente, hábitats abertos, água). A Figura 7.13 apresenta a quantidade e o arranjo espacial do hábitat de reprodução e do hábitat de dispersão como exemplos de um local típico de esquilos-voadores e um local de floresta aleatória. No geral, as paisagens dos esquilos-voadores continham três vezes mais hábitats apropriados de reprodução em um raio de 1 km do que as paisagens selecionadas ao acaso. As paisagens dos esquilos também continham cerca de 23% mais hábitats de dispersão do que as paisagens aleatórias, mas, ainda mais significativa, foi a observação de que o hábitat de dispersão estava muito melhor conectado (menos fragmentos por unidade de área) do que as paisagens aleatórias. Reunanen e colaboradores (2000) recomendam aos gestores florestais restaurar e manter uma mistura de espécies decíduas, especialmente em florestas dominadas por espruce, para aumentar a disponibilidade de hábitat de reprodução ótimo. Em relação ao comportamento de dispersão, é particularmente importante que os gestores assegurem

uma boa conectividade física entre o hábitat de reprodução ótimo e os hábitats de dispersão.

7.4.2 Prevendo a propagação de espécies invasoras

... e para prever a propagação de espécies invasoras

Uma abordagem de larga escala para prevenir a chegada de potenciais invasores passa pela identificação das principais rotas de "migração", como pegar carona na correspondência ou em outras cargas, em aviões e navios, e gerenciar os riscos associados a elas (Wittenberg e Cock, 2001). Os Grandes Lagos da América do Norte já foram invadidos por mais de 145 espécies exóticas, muitas das quais chegaram com a água de lastro dos navios. Por exemplo, um conjunto completo de invasores recentes (incluindo peixes, mexilhões, anfípodes, cladóceros e caracóis) tem origem na outra ponta de uma importante rota de comércio nos mares Negro e Cáspio (Ricciardi e MacIsaac, 2000). Um navio cargueiro oceânico cheio de água de lastro antes de ser carregado nos Grandes Lagos pode despejar 3 milhões de litros de água que contêm vários estágios vitais de muitos táxons vegetais e animais (e, até mesmo, a bactéria causadora da cólera, *Vibrio cholerae*) originários do local onde a água foi captada. Uma solução é determinar que o despejo da água de lastro seja feito obrigatoriamente (não de maneira voluntária) no mar aberto (esse é o caso atualmente nos Grandes Lagos). Outros métodos possíveis envolvem a utilização de sistemas de filtro durante o carregamento da água de lastro e o tratamento a bordo por radiação ultravioleta ou pelo calor liberado pelos motores do navio.

Os invasores mais prejudiciais não são aqueles que apenas chegam em uma nova parte do mundo; seu padrão e velocidade de propagação também são importantes para os gestores ambientais. O mexilhão-zebra (*Dreissena polymorpha*) tem apresentado um efeito devastador (ver Seção 7.2.2) desde sua chegada à América do Norte através da rota comercial Mar Cáspio/Grandes Lagos. A expansão por via aquática de sua distribuição ocorreu com rapidez ao longo de todas as águas comercialmente navegáveis, e sua dispersão por via terrestre até lagos interiores, principalmente encrustado em barcos de passeio, tem sido muito mais lenta (Kraft e Johnson, 2000). Os geógrafos desenvolveram os chamados modelos de "gravidade" para prever os padrões de dispersão humana baseados na distância e na atratividade de pontos de destino. Bossenbroek e colaboradores (2001) adotaram esta técnica para prever a propagação do mexilhão-zebra até os lagos interiores dos Estados de Illinois, Indiana, Michigan e Wisconsin nos Estados Unidos (um total de 364 condados). O modelo possui três etapas que envolvem (i) a probabilidade de um barco viajar até uma fonte de mexilhão-zebra; (ii) a probabilidade do mesmo barco fazer uma viagem posterior até um local ainda não-colonizado pelo mexilhão-zebra; e (iii) a probabilidade do mexilhão-zebra estabelecer-se no lago ainda inabitado.

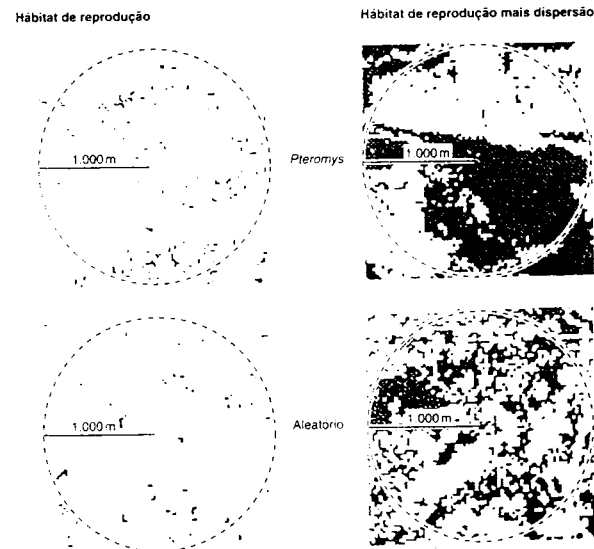



FIGURA 7.13 Arranjo espacial das parcelas (preto) de hábitat de reprodução (painéis à esquerda) e de hábitats de reprodução mais dispersão (painéis à direita) em uma paisagem típica contendo esquilos-voadores (*Pteromys*) (painéis superiores) e em uma floresta aleatória (painéis inferiores). Essa paisagem dos esquilos-voadores contém 4% de hábitat de reprodução e 52,4% de hábitat de reprodução mais dispersão comparados a 1,5 e 41,5% na paisagem aleatória. O hábitat de dispersão na paisagem dos esquilos-voadores está muito mais conectado (menos fragmentos por unidade de área) do que na paisagem selecionada ao acaso (segundo Reunanen *et al.*, 2000).

1 Barcos não-infestados viajam até um lago ou reboque já colonizados e inadvertidamente adquirem mexilhões. O número de barcos, T, que viajam do condado i até um lago ou reboque, j, é estimado por:

$$T_{ij} = A_i O_i W_j c_{ij}^{-\alpha}$$

em que A_i é um fator de correção que assegura que todos os barcos do condado i cheguem em algum lago, O_i é o número de barcos no condado i, W_j é a atratividade do local j, c_{ij} é a distância do condado i até o local j e α é um coeficiente de distância.

2 Barcos infestados viajam até um lago não-colonizado e liberam mexilhões. O número de barcos infestados, P_i, consiste naqueles barqueiros que viajam do condado i até uma fonte de mexilhões-zebra, somados para cada condado ao longo de todas as fontes de mexilhões-zebra. T_{iu}, então, é o número de barcos infestados que viajam do condado i até um lago não-colonizado u:

$$T_{iu} = A_i P_i W_u c_{iu}^{-\alpha}$$

O número total de barcos infestados que chegam até um certo lago não-colonizado é somado ao longo de todos os condados (Q_u).

3 A probabilidade de que os indivíduos transportados estabelecerão uma nova colônia depende das características físico-químicas do lago (p. ex., dos elementos-chave do nicho fundamental dos mexilhões) e de elementos estocásticos. No modelo, uma nova colônia é recrutada se Q_u for maior que um limiar de colonização f.

Para gerar uma distribuição probabilística de lagos colonizados pelo mexilhão-zebra, 2 mil ensaios foram realizados durante 7 anos, e o número de lagos colonizados em cada condado foi estimado pela soma das probabilidades individuais de colonização de cada lago no condado. Os resultados, mostrados na Figura 7.14, são bastante correlacionados com o padrão de colonização que realmente ocorreu até 1997, o que permite confiar nas predições do modelo. Contudo, o modelo previu que as áreas do centro do estado de Wisconsin e do oeste do estado de Michigan seriam colonizadas, mas nenhuma colônia foi até agora documentada nessas regiões. Bossenbroek e colaboradores (2001) sugerem que a invasão possa estar na iminência de ocorrer nessas áreas e que, portanto, elas deveriam ser o foco de esforços de biossegurança e campanhas educativas.

Naturalmente, nem todas as espécies invasoras dependem do agenciamento humano: muitas dispersam por conta própria. A formiga lava-pés vermelha (*Solenopsis invicta*) se espalhou rapidamente por grande parte do sul dos EUA com conseqüências econômicas drásticas (ver Seção 7.2.2). A espécie, originária da Argentina, ocorre em duas formas sociais distintas. A forma com uma única rainha (monoginia) e a forma com múltiplas rainhas (poliginia) diferem nos padrões de reprodução e modos de dispersão. As rainhas de colônias monogínicas participam de vôos de acasalamento e fundam colônias independentes, e as rainhas de colônias poligínicas são adotadas em ninhos estabelecidos após o acasalamento. Como resultado, as populações monogínicas dispersam três ordens de magnitude mais rápido que as colônias poligínicas (Holway e Suarez, 1999). A capacidade dos gestores ambientais de priorizar invasores potencialmente problemáticos e elaborar estratégias para conter sua propagação devem melhorar com um completo entendimento do seu comportamento.

FIGURA 7.14 (a) A distribuição prevista (com base em 2 mil iterações de um modelo de "gravidade" estocástico de dispersão) de lagos interiores colonizados pelo mexilhão-zebra em 364 condados dos EUA; o lago grande no meio do mapa é o Lago Michigan, um dos Grandes Lagos da América do Norte. (b) A distribuição real dos lagos colonizados até 1997 (segundo Bossenbroek *et al.*, 2001).

7.4.3 Conservação de espécies migratórias

Um entendimento do comportamento das espécies sob risco de serem extintas também pode auxiliar os gestores na elaboração de estratégias de conservação. Sutherland (1998) descreve um caso intrigante, em que o conhecimento do comportamento migratório e de dispersão se mostrou crítico. Um esquema foi elaborado para alterar a rota migratória do ganso-pequeno-de-testa-branca (*Anser erythropus*) do sudeste da Europa, onde eles em geral são caçados, para passar o inverno na Holanda. Uma população de gansos-de-faces-brancas cativos (*Branta leucopsis*) reproduz no Zoológico de Estocolmo, mas passa o inverno na Holanda. Alguns gansos-de-faces-brancas foram levados para a Lapônia, onde nidificaram e receberam ovos do ganso-pequeno-de-testa-branca para criar. Os jovens gansos da espécie ameaçada então voaram com seus pais adotivos para a Holanda para passar o inverno, mas na primavera seguinte retornaram para a Lapônia e reproduziram com membros de sua própria espécie, posteriormente retornando para a Holanda. Outro exemplo envolve a reintrodução de indivíduos criados em cativeiro da espécie *Phascogale tapoatafa*, um marsupial carnívoro. Soderquist (1994) observou que quando machos e fêmeas eram liberados juntos, os machos dispersavam, e as fêmeas não conseguiam encontrar um parceiro para acasalar. Um esquema de soltura "primeiro as damas" obteve um sucesso muito maior; ele permitiu que as fêmeas estabelecessem suas áreas de vida antes da chegada dos machos, que, então, se juntavam a elas.

Quando se trata de espécies migratórias, o estabelecimento de unidades de conservação deve considerar os seus deslocamentos sazonais. A Província Qinling, na China, é o lar de cerca de 220 pandas-gigantes (*Ailuropoda melanoleuca*), o que representa por volta de 20% da população selvagem de uma das espécies de mamíferos mais ameaçadas de extinção do mundo. Um aspecto de particular importância é o fato de que os pandas, nessa região, apresentam migração altitudinal, necessitando de hábitats localizados em baixas e altas altitudes para sobreviver, mas as unidades de conservação atuais não suprem tal necessidade. Os pandas possuem uma dieta extremamente especializada, que inclui, principalmente, umas poucas espécies de bambu. No período de junho a setembro, na Província Qinling, os pandas consomem *Fargesia spathacea*, a qual cresce em locais com altitudes entre 1.900 e 3.000 m. Mas, à medida que o período mais frio inicia, eles deslocam-se para as altitudes mais baixas e, de outubro a maio, alimentam-se principalmente de *Bashania fargesii*, espécie que cresce em locais com 1.000 a 2.100 m de altitude. Loucks e colaboradores (2003) usaram uma combinação de imagens de satélite, trabalho de campo e análise de SIG para identificar uma paisagem que suprisse as necessidades de longo-prazo da espécie. O processo de seleção de hábitats potenciais primeiramente excluiu as áreas sem pandas, os blocos de floresta menores que 30 km² (a área mínima necessária para sustentar um casal de pandas-gigantes a curto prazo) e as florestas cortadas por rodovias ou as florestas cultivadas. A Figura 7.15 mapeia o hábitat de verão (1.900 a 3.000 m de altitude; com a presença de *F. spathacea*), o hábitat de outono/inverno/primavera (1.400 a 2.100 m de altitude; com a presença de *B. fargesii*) e uma pequena quantidade de hábitat anual (1.900 a 2.100 m de altitude, com a presença de ambas as espécies de bambu) e identifica quatro áreas de hábitat essencial para os pandas (A a D) que atendem às suas necessidades migratórias. Sobrepostas à Figura 7.15 encontram-se as reservas atuais; é perturbador observar que elas cobrem apenas 45% do hábitat essencial. Loucks e colaboradores (2003) recomendam que as quatro áreas de hábitat essencial identificadas deveriam ser incorporadas a uma rede de unidades de conservação. Além disso, eles salientam a importância de promover a conexão entre as zonas, pois a extinção em qualquer área (e em todas elas combinadas) é mais provável de ocorrer se as populações estiverem isoladas umas das outras (ver Seção 6.9, a qual trata do comportamento de metapopulações). Assim, eles também identificam duas importantes zonas de ligação a serem protegidas, uma entre as áreas A e B, onde a topografia acidentada resultou na existência de poucas rodovias, e outra entre as áreas B e D, por meio de florestas de grandes altitudes.

7.5 A dinâmica de pequenas populações e a conservação de espécies ameaçadas

A extinção sempre foi parte da vida na Terra, mas a entrada em cena dos seres humanos injetou novidades na lista de suas causas. A sobre-exploração por meio da caça é provavelmente a primeira delas, mas mais recentemente uma ampla gama de outros impactos foi criada, incluindo a destruição dos hábitats, a introdução de espécies exóticas e a poluição. Não é surpresa que a conservação das espécies remanescentes assumiu grande importância. Trataremos agora da conservação de populações, deixando o manejo de comunidades e ecossistemas para o Capítulo 22.

FIGURA 7.15 Hábitats essenciais para o panda (A a D), os quais suprem suas necessidades anuais de migração altitudinal na Província Qinling, na China. As reservas existentes (hachurado), com seus respectivos nomes, estão sobrepostas no mapa (segundo Loucks *et al.*, 2003).

7.5.1 A escala do problema

Para julgar a escala do problema que os biólogos da conservação enfrentam, é preciso conhecer o número total de espécies que existem no mundo, a taxa na qual estão desaparecendo e como essa taxa se compara àquela de tempos pré-humanos. Infelizmente, existem consideráveis incertezas nas estimativas de todas estas variáveis.

quantas espécies existem na Terra?

Cerca de 1,8 milhão de espécies já foram denominadas pelos cientistas (Alonso *et al.*, 2001), mas o número real é muito maior. Várias estimativas têm sido calculadas de diversas maneiras (ver May, 1990). Uma abordagem está baseada na observação geral de que para cada mamífero ou ave de região temperada ou boreal (táxons onde a maioria das espécies aparentemente já foram descritas) existe uma contrapartida de aproximadamente duas espécies tropicais. Se assumirmos que isso também é verdade em relação aos insetos (dos quais existem muitas espécies ainda não-descritas), o total geral seria da ordem de 3 a 5 milhões. Outra abordagem usa informação acerca da taxa de descoberta de novas espécies para fazer projeções para cada grupo taxonômico e chega a estimativas totais de até 6 a 7 milhões de espécies no mundo. Uma terceira abordagem está baseada em uma relação entre tamanho das espécies e riqueza de espécies, tendo como ponto de partida o fato de que se formos descendo de animais terrícolas cujas dimensões lineares são da ordem de uns poucos metros até aquelas espécies com cerca de 1 cm, há uma regra empírica de aproximação de que para cada redução de 10 vezes em comprimento há uma riqueza de espécies 100 vezes maior. Se o padrão observado é extrapolado para baixo até animais cujo comprimento é de 0,2 mm, chegaríamos a uma estimativa global apenas para os animais terrícolas da ordem de 10 milhões de espécies. Uma quarta abordagem é baseada em estimativas da riqueza de espécies de besouros (mais de mil espécies já foram registradas em uma única árvore) na copa de árvores tropicais (cerca de 50 mil espécies), considerando suposições acerca da proporção de artrópodes não-besouros que também estarão presentes na copa adicionados de outras espécies que não ocupam a copa. Tal abordagem produz uma estimativa de cerca de 30 milhões de artrópodes tropicais. Como vimos, as incertezas na estimativa da riqueza global de espécies são enormes, e nossas melhores estimativas variam de 3 a 30 milhões ou mais.

comparando taxas de extinção históricas e modernas

Uma análise das extinções registradas durante o período moderno da história da humanidade indica que a maioria ocorreu em ilhas, e que as aves e os mamíferos, em especial, foram severamente afetados nesses ambientes (Figura 7.16). Uma rápida olhada nos dados sugere que a porcentagem das espécies atuais envolvidas parece ser bem pequena, e, além disso, a taxa de extinção parece ter caído na segunda metade do século XX. Mas qual a confiabilidade desses dados?

Novamente, essas estimativas são comprometidas pela incerteza. Em primeiro lugar, os dados referentes a alguns grupos taxonômicos e regiões são muito melhores que os dados existentes para outros, o que faz com que os padrões apresentados na Figura 7.16 devam ser vistos com um bom grau de ceticismo. Por exemplo, devem haver sérias subestimativas até mesmo para as bem-estudadas aves e mamíferos, porque muitas espécies tropicais ainda não receberam a atenção criteriosa necessária para a certificação de casos de extinção. Segundo, um número muito grande de espécies nunca foi registrado e nunca saberemos quantas delas se extinguiram. E, finalmente, a diminuição no número de extinções registradas na segunda metade do século XX pode espelhar um certo sucesso do movimento conservacionista. Mas ela também pode estar apenas refletindo a convenção de que uma espécie é considerada extinta somente após um período de 50 anos sem ser registrada. Ou, ainda, ela pode indicar que muitas das espécies mais vulneráveis já estão extintas. Balmford e colaboradores (2003) sugerem que nossa atenção não deveria enfocar as taxas de extinção, mas que uma visão mais significativa da escala do problema das espécies sob risco de extinção surgirá de uma avaliação de longo prazo das mudanças (com freqüência reduções marcantes) na abundância relativa das espécies (que ainda não estão extintas) ou de seus hábitats.

uma extinção em massa induzida pelo homem?

Uma importante lição do registro fóssil é que a esmagadora maioria das espécies atuais, provavelmente todas, um dia será extinta – mais de 99% das espécies que um dia existiram na Terra estão extintas (Simpson, 1952). No entanto, dada a estimativa de que as espécies duram, em média, entre 1 e 10 milhões de anos (Raup, 1978) e levando em consideração um número total de espécies sobre a Terra da ordem de 10 milhões, estimaríamos que apenas entre 100 e 1.000 espécies (0,001 a 0,01%), em média, deveriam ser extintas a cada século. A taxa de extinções de cerca de 1% por século observada para aves e mamíferos atualmente é cem a mil vezes maior do que a taxa "natural" de extinções de fundo. Além disso, a escala da influência humana mais poderosa, a destruição do hábitat, continua a aumentar, e a lista das espécies ameaçadas de muitos grupos taxonômicos é extremamente longa e alarmante (Tabela 7.4). Não podemos ser complacentes. A evidência, ainda inconclusa devido à inevitável dificuldade em se fazer estimativas precisas, sugere que nossos filhos e netos poderão viver em uma época de extinções de espécies comparável às cinco extinções em massa "naturais" evidentes no registro geológico (ver o Capítulo 21).

7.5.2 Onde deveríamos enfocar os esforços de conservação?

Várias categorias de risco de extinção das espécies têm sido definidas (Mace e Lande, 1991). Uma espécie pode ser descrita como *vulnerável* se houver uma probabilidade de 10% de que ela seja extinta nos próximos cem anos, *em perigo*, se a probabilidade for de 20% em 20 anos ou em 10 gerações (a medida que for mais longa), e *criticamente em perigo*, se em um prazo de cinco anos ou duas gerações o risco de extinção for de, pelo menos, 50% (Figura 7.17). Com base nesses critérios, 43% das espécies de vertebrados têm sido classificadas como sob risco de extinção (isto é, elas se enquadram em uma das categorias descritas) (Mace, 1994).

a classificação do nível de ameaça das espécies

Com base nessas definições, governos e organizações não-governamentais têm elaborado listas de espécies sob risco de extinção (a base das análises como a apresentada na Tabela 7.4). Essas listas fornecem o ponto de partida para o estabelecimento de prioridades para a elaboração de planos de ação, visando o manejo das espécies. Todavia, os recursos para a conservação são limitados. Assim, gastar a maior parte desse dinheiro com espécies que apresentem as mais altas probabilidades de extinção será uma falsa economia se uma espécie particularmente bem-classificada necessitar de um esforço gigantesco para sua recuperação, mas com poucas chances de sucesso (Possingham *et al.*, 2002). À semelhança de todas as áreas da ecologia aplicada, as prioridades de conservação têm dimensões ecológicas e econômicas. Em épocas de desespero, decisões dolorosas têm de ser tomadas acerca das prioridades. Uma analogia com fatos ocorridos durante a Primeira Guerra Mundial pode nos ajudar a entender a delicadeza da situação. Os soldados feridos que chegavam aos hospitais de campo eram sujeitos a uma avaliação de triagem: prioridade 1 – aqueles que provavelmente sobreviveriam se submetidos a uma rápida intervenção; prioridade 2 – aqueles que provavelmente sobreviveriam sem uma rápida intervenção; prioridade 3 – aqueles que provavelmente morreriam com ou sem intervenção. Os biólogos da conservação freqüentemente enfrentam os mesmos tipos de escolha e precisam demonstrar coragem para desistir de casos sem esperança e priorizar aquelas espécies para as quais algo ainda pode ser feito.

muitas espécies são naturalmente raras

As espécies que estão sob alto risco de extinção são quase sempre raras. Não obstante, espécies raras, apenas por sua raridade, não estão necessariamente sob risco de extinção. É provável que muitas, talvez a maioria, das espécies seja naturalmente rara. A dinâmica populacional de tais espécies pode seguir um padrão característico. Por exemplo, de um grupo de quatro espécies de lírios do gênero *Calochortus*, da Califórnia, uma é abundante e três são raras (Fiedler, 1987). As espécies raras têm bulbos maiores, mas produzem menos frutos por planta e têm uma menor probabilidade de sobrevivência até a idade reprodutiva do que a espécie comum. Todas as espécies raras podem ser classificadas como espécies-clímax que estão restritas a tipos de solo incomuns, e a espécie comum é colonizadora de hábitats perturbados. Os táxons raros podem geralmente apresentar uma tendência à reprodução assexuada, um menor esforço reprodutivo geral e menores capacidades de dispersão (Kunin e Gaston, 1993). Na ausência de interferência humana, não há razão para esperar que os tipos mais raros apresentem um risco de extinção substancialmente mais elevado.

FIGURA 7.16 Tendências no registro de extinção de espécies animais desde 1600, para aquelas com uma data conhecida, (a) nos principais oceanos e suas ilhas, (b) nas principais áreas continentais, para (c) invertebrados e (d) vertebrados (segundo Smith *et al.*, 1993).

TABELA 7.4 Números e porcentagens atuais de espécies animais e vegetais descritas nos principais grupos taxonômicos que se acredita que estejam sob risco de extinção. Os valores mais altos associados às plantas, às aves e aos mamíferos podem refletir nosso maior conhecimento a respeito desses táxons (segundo Smith *et al.*, 1993).

Táxons	*Número de espécies sob risco de extinção*	*Número total aproximado de espécies*	*Porcentagem sob risco*
Animais			
Moluscos	354	10^5	0,4
Crustáceos	126	4×10^3	3
Insetos	873	$1,2 \times 10^6$	0,07
Peixes	452	$2,4 \times 10^4$	2
Anfíbios	59	3×10^3	2
Répteis	167	6×10^3	3
Aves	1.029	$9,5 \times 10^3$	11
Mamíferos	505	$4,5 \times 10^3$	11
Total	3.565	$1,35 \times 10^6$	0,3
Plantas			
Gimnospermas	242	758	32
Monocotiledôneas	4.421	$5,2 \times 10^4$	9
Monocotiledôneas: Palmeiras	925	2.820	33
Dicotiledôneas	17.474	$1,9 \times 10^5$	9
Total	22.137	$2,4 \times 10^5$	9

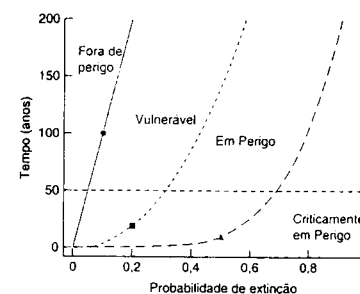



FIGURA 7.17 Níveis de risco de extinção em função do tempo e da probabilidade de extinção (segundo Akçakaya, 1992).

outras espécies são empurradas para a raridade

Contudo, enquanto algumas espécies já nascem raras, outras são empurradas para a raridade. Sem dúvida, a ação do homem tem reduzido a abundância e a área de ocorrência de muitas espécies (incluindo espécies naturalmente raras). Uma revisão dos fatores responsáveis pelas extinções de vertebrados registradas mostra que a perda de hábitats, a sobre-exploração e as invasões de espécies exóticas apresentam grande significância, embora a perda de hábitat seja menos proeminente no caso dos répteis, e a sobre-exploração, menos importante no caso dos peixes (Tabela 7.5). Em relação às espécies atualmente sob risco de extinção, a perda de hábitat é, em geral, a maior ameaça, sendo que o risco de sobre-exploração permanece muito alto, em especial para mamíferos e répteis. A probabilidade de extinção pode ser agravada em pequenas populações por duas razões diferentes relacionadas à genética (Seção 7.5.3) e à dinâmica populacional (Seção 7.5.4). Trataremos agora desses aspectos.

7.5.3 Genética de pequenas populações: significância para a conservação das espécies

possíveis problemas genéticos em pequenas populações

A teoria diz que os biólogos da conservação devem estar atentos aos problemas genéticos que podem surgir pela perda de variabilidade nas pequenas populações. A variação genética é determinada principalmente pela ação conjunta da seleção natural e da deriva genética (em que a freqüência de genes em uma população é determinada ao acaso, e não por vantagem evolutiva). A importância relativa da deriva genética é mais alta em populações pequenas e isoladas, as quais, por conseguinte, tendem a perder variabilidade genética. A taxa na qual isso ocorre depende do tamanho efetivo da população (N_e). Este é o tamanho da população "idealizada geneticamente" à qual a população real (N) é equivalente em termos genéticos. Como uma primeira aproximação, N_e é igual ou menor que o número de indivíduos reprodutores. N_e é em geral menor, com freqüência muito menor, que N, por uma série de razões (fórmulas detalhadas podem ser obtidas em Lande e Barrowclough, 1987):

1 Se a razão sexual não é 1:1; por exemplo, com 100 machos reprodutores e 400 fêmeas reprodutoras, N=500, mas N_e=320.
2 Se a distribuição da prole entre os indivíduos não é aleatória; por exemplo, se cada um de 500 indivíduos produzir um descendente para a próxima geração, em média, N=500, mas se a variância na produção da prole for 5 (com variação aleatória seria 1), então N_e=100.

TABELA 7.5 Revisão dos fatores responsáveis pelas extinções de vertebrados registradas e avaliação dos riscos enfrentados atualmente pelas espécies classificadas como globalmente em perigo, vulneráveis ou raras pela União Internacional para a Conservação da Natureza (UICN) (segundo Reid e Miller, 1989).

	*Porcentagem devida a cada causa**					
Grupo	*Perda de hábitat*	*Sobre-exploração†*	*Introdução de espécies*	*Predadores*	*Outra*	*Desconhecida*
Extinções						
Mamíferos	19	23	20	1	1	36
Aves	20	11	22	0	2	37
Répteis	5	32	42	0	0	21
Peixes	35	4	30	0	4	48
Ameaçados de extinção						
Mamíferos	68	54	6	8	12	–
Aves	58	30	28	1	1	–
Répteis	53	63	17	3	6	–
Anfíbios	77	29	14	–	3	–
Peixes	78	12	28	–	2	–

*Os valores indicados representam a porcentagem de espécies que são influenciadas por um dado fator. Algumas espécies podem ser influenciadas por mais de um fator; assim, algumas linhas podem ultrapassar os 100%.
† A sobre-exploração inclui a caça comercial, esportiva e de subsistência e a captura de animais vivos com qualquer finalidade.

3 Se o tamanho da população varia entre as gerações, então N_e é influenciado desproporcionalmente pelos tamanhos menores; por exemplo, para a seqüência 500, 100, 200, 900 e 800, o N médio é 500, mas N_e=258.

perda de potencial evolutivo

A preservação da diversidade genética é importante por causa do potencial evolutivo de longo prazo que ela proporciona. Formas raras de um gene (alelos), ou combinações de alelos, podem não conferir nenhuma vantagem imediata, mas poderiam tornar-se muito apropriadas no futuro em resposta a mudanças nas condições ambientais. As pequenas populações que perderam alelos raros, por meio da deriva genética, possuem um menor potencial de adaptação.

Um problema potencial mais imediato é a depressão endogâmica. Quando as populações são pequenas, há a tendência dos indivíduos acasalarem com parentes. O endocruzamento reduz a heterozigosidade da prole muito abaixo daquela da população como um todo. Ainda mais importante é o fato de que todas as populações carregam alelos recessivos que são deletérios, ou mesmo letais, quando em homozigose. Os indivíduos que são forçados a reproduzir com parentes próximos apresentam uma maior probabilidade de gerar descendentes que recebam os mesmos alelos recessivos de ambos os progenitores e que, portanto, expressem seu efeito deletério. Existem muitos exemplos de depressão endogâmica – os criadores estão conscientes há muito tempo da redução de fertilidade, sobrevivência, taxas de crescimento e resistência a doenças –, embora altos níveis de endocruzamento possam ser normais e não-deletérios em algumas espécies animais (Wallis, 1994) e muitas plantas.

números genéticos mágicos?

Quantos indivíduos são necessários para manter a variabilidade genética? Franklin (1980) sugeriu que um tamanho efetivo da população de cerca de 50 provavelmente não sofreria com depressão endogâmica, e cerca de 500 a 1.000 indivíduos seriam necessários para manter o potencial evolutivo por mais tempo (Franklin e Frankham, 1998). Tais normas práticas deveriam ser aplicadas com cuidado e tendo em mente a relação entre N_e e N; o tamanho mínimo da população N deveria ser estabelecido provavelmente em uma ordem de magnitude acima de N_e (5.000 a 12.500 indivíduos) (Franklin e Frankham, 1998).

É interessante observar que nenhum exemplo de extinção devido a problemas genéticos é citado na Tabela 7.5. Talvez a depressão endogâmica tenha ocorrido, embora não tenha sido detectada, como parte do "ruído da morte" de algumas populações moribundas (Caughley, 1994). Assim, uma população pode ter sido reduzida a um tamanho bem pequeno por um ou mais dos processos descritos, e isso pode ter levado a um aumento na freqüência de acasalamentos entre parentes e na expressão de alelos recessivos deletérios na prole, provocando uma diminuição na sobrevivência e na fecundidade, o que, por sua vez, resultou em uma população ainda menor – o chamado espiral da extinção (Figura 7.18).

Evidências do papel dos efeitos genéticos sobre a persistência das populações foram apresentadas em um estudo com 23 populações locais de uma planta rara, *Gentianella germanica*, em campos das montanhas Jura, na fronteira entre Suíça e Alemanha. Fischer e Matthies (1998) observaram uma correlação negativa entre o desempenho reprodutivo e o tamanho populacional (Figura 7.19a-c). Além disso, o tamanho populacional diminuiu entre 1993 e 1995 na maioria das populações estudadas, mas esse decréscimo foi mais rápido nas populações menores (Figura 7.19d). Tais resultados são consistentes com a hipótese de que os efeitos genéticos resultam em uma redução do ajustamento evolutivo (*fitness*) nas pequenas populações. No entanto, eles também podem ter sido causados por diferenças locais nas condições do hábitat (pequenas populações podem ser assim por apresentarem menor fecundidade em decorrência de um hábitat de baixa qualidade), ou

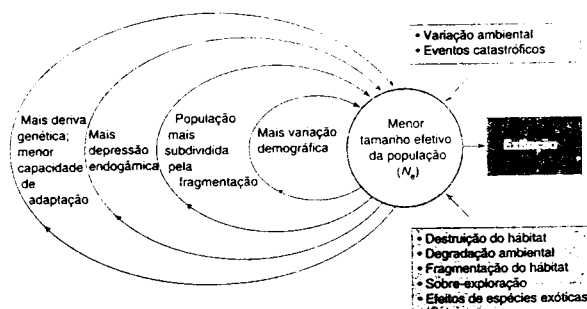



FIGURA 7.18 Os espirais (ou vórtices) da extinção podem diminuir progressivamente o tamanho das populações, levando-as inexoravelmente à extinção (segundo Primack, 1993).

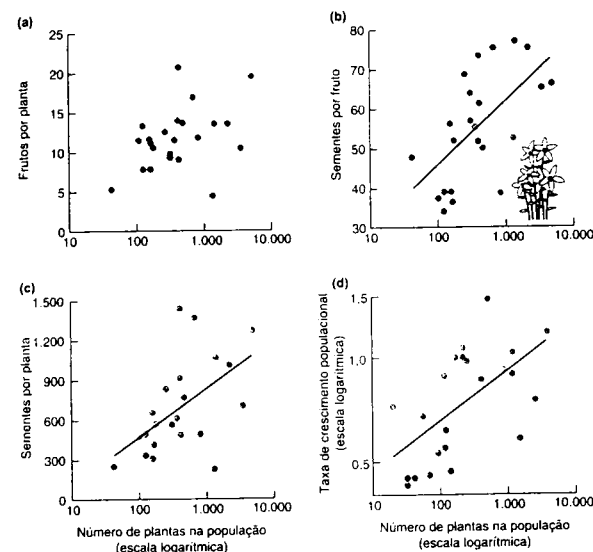



FIGURA 7.19 Relação observada em 23 populações de *Gentianella germanica* entre o tamanho populacional e (a) o número médio de frutos por planta, (b) o número médio de sementes por fruto e (c) o número médio de sementes por planta. (d) Relação entre a taxa de crescimento populacional de 1993 a 1995 (razão de tamanhos populacionais) e o tamanho populacional (em 1994) (extraída de Fischer e Matthies, 1998).

por causa da ruptura das interações planta-polinizador (populações pequenas podem ter baixa fecundidade por causa de uma baixa freqüência de visitação por polinizadores). Para determinar se as diferenças genéticas foram realmente responsáveis, sementes de cada população foram semeadas sob condições padronizadas em um jardim experimental comum. Após 17 meses, havia significativamente mais plantas em floração e mais flores (por semente plantada) das sementes colhidas nas populações grandes do que das sementes originárias das populações pequenas. Podemos concluir que os efeitos genéticos são importantes para a persistência das populações dessa planta rara e precisam ser considerados na elaboração de uma estratégia de manejo para a sua conservação.

7.5.4 Incerteza e o risco de extinção: a dinâmica de pequenas populações

A biologia da conservação é, em grande parte, uma disciplina da crise. Os gestores inevitavelmente enfrentam muitos problemas e dispõem de poucos recursos. Eles deveriam enfocar sua atenção sobre as várias forças que levam as espécies à extinção e tentar persuadir os governos a agirem para reduzir sua prevalência; ou deveriam restringir suas atividades na identificação de áreas com alta riqueza de espécies onde podem ser estabelecidas unidades de conservação protegidas (ver Seção 22.4); ou deveriam identificar as espécies sob maior risco de extinção e agir para mantê-las vivas? O ideal seria que fizéssemos tudo isso. Contudo, em geral, a maior pressão está relacionada à conservação das espécies. Por exemplo, as populações remanescentes de pandas, na China, ou de pingüins-de-olhos-amarelos (*Megadyptes antipodes*), na Nova Zelândia, se tornaram tão pequenas que, se nada for feito, as espécies estarão extintas em poucos anos ou décadas. A resposta à crise exige que dediquemos recursos escassos para identificar algumas soluções especiais; abordagens mais gerais precisam ser guardadas em "banho-maria".

três tipos de incerteza para as pequenas populações

A dinâmica das pequenas populações é governada por um alto nível de incerteza, e as grandes populações podem ser descritas como sendo governadas pela lei das médias (Caughley, 1994). Três tipos de incerteza ou variação que apresentam grande importância para o destino de pequenas populações podem ser identificadas.

1 Incerteza demográfica: variações aleatórias no número de indivíduos que nascem machos ou fêmeas ou no número que morre ou reproduz em um dado ano ou na qualidade (genotípica/fenotípica) dos indivíduos em relação às suas capacidades de sobrevivência e reprodutiva podem contribuir muito para o destino das pequenas populações. Suponha que um casal reprodutor produza uma ninhada cons-

tituída apenas por fêmeas – tal evento passaria despercebido em uma grande população, mas seria o último suspiro de uma espécie composta apenas por esse casal.

2 Incerteza ambiental: mudanças imprevisíveis nos fatores ambientais, sejam elas "desastres" (como enchentes, temporais ou secas de magnitudes que ocorrem apenas muito raramente – ver Capítulo 2) ou alterações muito menores (variações anuais na temperatura ou precipitação médias), também podem selar o destino de uma pequena população. Mesmo quando a precipitação média de uma área é conhecida com precisão, devido ao fato de os registros terem sido coletados durante séculos, não é possível prever se o próximo ano será médio ou extremo, nem mesmo se estamos entrando em um período de anos cujas condições serão particularmente secas. Uma pequena população tem maior probabilidade de ser reduzida a zero (extinção) ou a números tão baixos que sua recuperação seja impossível (quase-extinção) em conseqüência de condições adversas do que uma grande população.

3 Incerteza espacial: muitas espécies são compostas por um conjunto de subpopulações que ocorrem em parcelas de hábitat mais ou menos discretas (fragmentos de hábitat). Considerando-se que as subpopulações sejam provavelmente diferentes em relação à incerteza demográfica e os fragmentos ocupados por elas diferentes em relação à incerteza ambiental, é possível esperar que a dinâmica de extinção e recolonização local das manchas tenha uma grande influência na probabilidade de extinção da metapopulação (ver Seção 6.9).

Para ilustrar algumas dessas idéias, consideremos a morte da galinha-do-urzal (*Tympanuchus cupido cupido*) nos Estados Unidos (Simberloff, 1998). Essa ave já foi extremamente comum nos estados do Maine à Virgínia. Por ser altamente comestível e fácil de caçar (e também suscetível aos gatos domésticos e afetada pela conversão de seu hábitat de campo em fazendas), ela havia desaparecido do continente em 1830 e podia ser encontrada apenas na ilha de Martha's Vineyard. Em 1908, foi estabelecida uma reserva para as últimas 50 aves, e, em 1915, a população tinha aumentado para vários milhares de indivíduos. No entanto, 1916 foi um ano ruim. Um incêndio (um desastre) eliminou grande parte da área de reprodução; houve um inverno particularmente rigoroso juntamente com um influxo de açores (*Accipiter gentilis*) (incerteza ambiental); e, por fim, uma doença de aves domésticas entrou em cena (outro desastre). Neste ponto, a população remanescente estava sujeita a sofrer incerteza demográfica: por exemplo, apenas duas das 13 aves que estavam vivas em 1928 eram fêmeas. Uma única ave estava viva em 1930, e a espécie se extinguiu em 1932.

A galinha-do-urzal fornece um exemplo de uma extinção *global* relativamente recente. Em uma escala distinta, extinções *locais* de pequenas populações em parcelas de hábitats insulares são eventos comuns para diversos táxons, ficando em torno de 10 a 20% por ano (Figura 7.20). Tais extinções também são observadas em ilhas de verdade. Os registros detalhados coletados de 1954 a 1969 acerca das aves que estavam se reproduzindo na Bardsey Island, uma pequena ilha (1,8 km²) localizada a oeste da costa da Grã-Bretanha, revelaram que 16 espécies se reproduziam todos os anos, duas espécies originais desapareceram, 15 ficavam indo e vindo e quatro inicialmente inexistiam, mas se tornaram reprodutores regulares (Diamond, 1984). É possível construir um cenário de freqüentes extinções locais, as quais em alguns casos são contrabalançadas por recolonização a partir do continente ou de outras ilhas. Exemplos como esse fornecem uma fonte rica de informações sobre os fatores que afetam o destino de pequenas populações em geral. A compreensão adquirida é perfeitamente aplicável a espécies sob risco de extinção em nível global, já que a extinção global é nada mais nada menos que a extinção local final. Assim, dos fatores de alto risco associados às extinções locais, a área de hábitat ou ilha é provavelmente o mais difundido (Figura 7.21). Não há dúvida de que a principal razão da vulnerabilidade das populações habitantes de pequenas áreas é o fato de que as próprias populações são pequenas. Uma extinção local de uma espécie endêmica em uma ilha remota é equivalente à extinção global, já que a recolonização é impossível. Esta é a principal razão das altas taxas de extinção global observadas em ilhas (ver Figura 7.16).

FIGURA 7.20 Frações de populações locais que se tornam extintas a cada ano em parcelas de hábitat (segundo Fahrig e Merriam, 1994).

7.5.5 Análise de viabilidade populacional: a aplicação da teoria ao manejo

O foco da análise de viabilidade populacional (AVP) é diferente de muitos modelos populacionais desenvolvidos pelos ecólogos (como aqueles discutidos nos Capítulos 5, 10 e 14), pois o seu objetivo é prever eventos extremos (como a extinção), em vez de tendências centrais, como os tamanhos populacionais médios. Dadas as circunstâncias ambientais e as características bionômicas de uma certa espécie rara, qual a probabilidade de que ela seja extinta em um determinado período? Ou, de outra maneira, quão grande sua população deve ser para reduzir suas chances de extinção a um nível aceitável? Freqüentemente, essas são as perguntas centrais do manejo para a conservação. A abordagem experimental clássica, a qual envolveria o estabelecimento e o monitoramento de populações de diferentes tamanhos por vários anos, não está disponível àqueles preocupados com espécies sob risco de extinção, pois estas estão em uma situação de muita urgência, com muito poucos indivíduos para trabalhar. Como, então, decidiremos o que constitui uma população mínima viável (PMV)? Três abordagens são discutidas: (i) a busca por padrões já observados em estudos de longo prazo (Seção 7.5.5.1); (ii) a avaliação subjetiva baseada no conhecimento de especialistas (Seção 7.5.5.2); e (iii) o desenvolvimento de modelos populacionais, tanto gerais (Seção 7.5.5.3) quanto específicos para certas espécies de interesse (Seção 7.5.5.4). Todas as abordagens têm suas limitações, as quais discutiremos a seguir, utilizando exemplos. Mas antes deve-se salientar que o campo da AVP tem avançado muito além da simples estimativa de probabilidades e períodos de extinção para enfocar na comparação de prováveis conseqüências (em relação às probabilidades de extinção) de estratégias de manejo alternativas.

7.5.5.1 Dicas de estudos de longo prazo acerca dos padrões biogeográficos

Conjuntos de dados como os mostrados na Figura 7.22 são incomuns, porque dependem de um envolvimento de longo prazo no monitora-

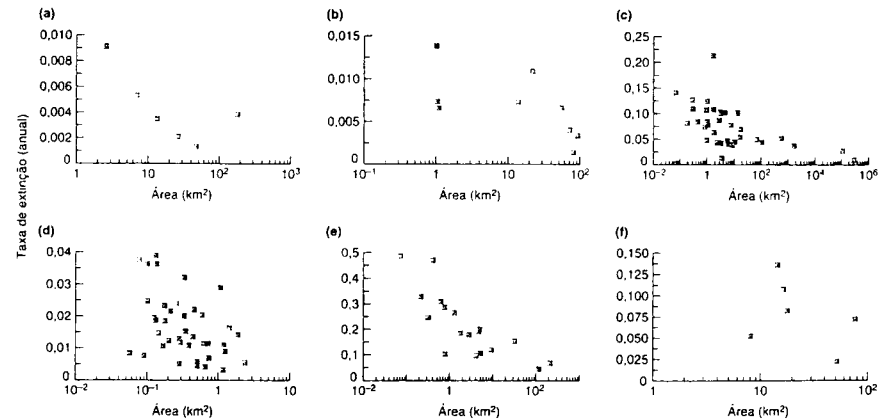



FIGURA 7.21 Taxas de extinção porcentuais em função da área de hábitat para (a) zooplâncton em lagos do nordeste dos Estados Unidos, (b) aves nas Ilhas californianas Channel, (c) aves em ilhas européias setentrionais, (d) plantas vasculares no sul da Suécia, (e) aves em ilhas da Finlândia e (f) aves em ilhas no Lago Gatun, Panamá (dados reunidos por Pimm, 1991).

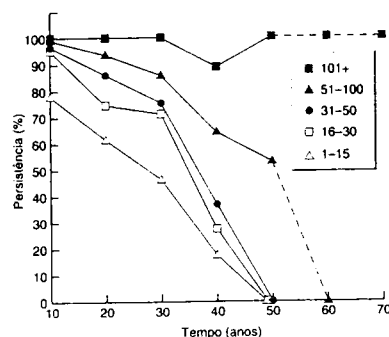



FIGURA 7.22 A porcentagem das populações do carneiro-de-grandes-chifres da América do Norte que persistem ao longo de um período de 70 anos é reduzida de acordo com o tamanho inicial da população (segundo Berger, 1990).

mento de um número de populações – nesse caso, o carneiro-de-grandes-chifres nas áreas de deserto da América do Norte. Se estabelecermos uma definição arbitrária da PMV necessária para garantir uma probabilidade de persistência de no mínimo 95% por 100 anos, podemos explorar os dados sobre o destino das populações do carneiro-de-grandes-chifres para fornecer uma resposta aproximada. Todas as populações com menos de 50 indivíduos foram extintas em menos de 50 anos, e apenas 50% das populações com 51 a 100 carneiros sobreviveram por 50 anos. É evidente que precisamos de uma PMV com mais de 100 indivíduos; nesse estudo, tais populações demonstraram um sucesso próximo a 100% ao longo do período máximo de duração da pesquisa (70 anos).

Uma análise semelhante de registros de longo prazo de aves nas ilhas californianas Channel indica uma PMV entre 100 e 1.000 casais de aves (necessária para prover uma probabilidade de persistência entre 90 e 99% durante os 80 anos do estudo) (Tabela 7.6).

Estudos como esses são raros e valiosos. Os dados de longo prazo estão disponíveis por causa do interesse extraordinário que as pessoas têm na caça (carneiro-de-grandes-chifres) e na observação de aves (aves californianas). Seu valor para a conservação, no entanto, é limitado, pois se tratam de espécies que geralmente não estão ameaçadas. O risco de usá-los para produzir recomendações para o manejo de espécies em perigo de extinção é nosso. Será tentador informar ao gestor ambiental que se ele tiver uma população de mais de 100 indivíduos de uma espécie de ave ele estará acima do limiar mínimo viável. Na verdade, tal afirmação teria o seu valor, mas seria uma recomendação segura apenas no caso de a espécie em questão apresentar

TABELA 7.6 Relação entre o tamanho inicial da população e sua probabilidade de persistência para um conjunto de espécies de aves das ilhas californianas Channel (segundo Thomas, 1990).

Tamanho populacional (casais)	*Período de tempo (anos)*	*Porcentagem que persistiu*
1 a 10	80	61
10 a 100	80	90
100 a 1000	80	99
1000+	80	100

uma estatística vital suficientemente semelhante àquela das espécies do estudo, bem como se os regimes ambientais forem semelhantes, fato que raramente se pode assumir com segurança.

7.5.5.2 Avaliação subjetiva por especialistas

nas mentes dos especialistas: análise de decisão

A informação que pode ser relevante para a solução de um problema de conservação não está presente apenas na literatura científica, ela também existe na mente dos especialistas. A reunião de especialistas em *workshops* de conservação pode permitir uma tomada de decisões bem embasada em conhecimento empírico (já consideramos um exemplo dessa abordagem na seleção de reservas de inverno para as borboletas-monarca – Seção 7.2.3). Para ilustrar os pontos fortes e fracos dessa abordagem na estimativa de probabilidades de extinção, usamos como exemplo os resultados de um *workshop* sobre o rinoceronte de Sumatra (*Dicerorhinus sumatrensis*).

o caso do rinoceronte de Sumatra

Essa espécie persiste apenas em subpopulações pequenas e isoladas em um hábitat em processo crescente de fragmentação em Sabah (leste da Malásia), na Indonésia, no oeste da Malásia e, talvez também, na Tailândia e em Burma. O hábitat sem proteção é ameaçado pela extração de madeira, pelo assentamento humano e pelo desenvolvimento hidrelétrico. Existem apenas umas poucas reservas, as quais também estão sujeitas à exploração, e apenas dois indivíduos eram mantidos em cativeiro na época da realização do *workshop*.

A vulnerabilidade do rinoceronte de Sumatra, a maneira como tal vulnerabilidade varia sob diferentes opções de manejo e a opção de manejo mais apropriada, levando-se em consideração vários critérios, foram avaliados por uma técnica conhecida como *análise de decisões*. Uma árvore de decisões baseada nas probabilidades estimadas de que a espécie seja extinta em um período de 30 anos (o que equivale a aproximadamente duas gerações de rinocerontes) é mostrada na Figura 7.23. A árvore foi construída da seguinte maneira: os dois quadrados são pontos de decisão; o primeiro distingue a intervenção a favor do rinoceronte e a não-intervenção (*status quo*), e o segundo distingue as várias opções de manejo. Para cada opção, a linha se divide em um pequeno círculo. As ramifica-

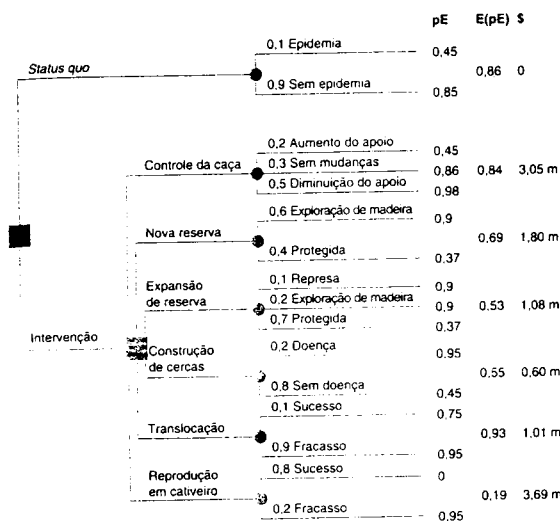



FIGURA 7.23 Árvore de decisões para o manejo do rinoceronte de Sumatra. ■ = pontos de decisão; ● = eventos aleatórios. As probabilidades dos eventos aleatórios são estimadas para um período de 30 anos; pE = probabilidade de extinção da espécie em 30 anos; E(pE) = valor esperado de pE para cada alternativa. Os custos são calculados com base em valores atuais para um período de 30 anos descontados de 4% ao ano; m = milhões de dólares americanos (segundo Maguire *et al.*, 1987).

ções representam os cenários alternativos que poderiam ocorrer, e os números em cada ramificação indicam as probabilidades estimadas para os cenários alternativos. Assim, para a opção *status quo* foi estimada uma probabilidade de 0,1 de que uma doença epidêmica ocorreria nos próximos 30 anos e, por conseguinte, uma probabilidade de 0,9 de que não haveria epidemia.

Se ocorrer uma epidemia, a probabilidade de extinção (pE) é estimada em 0,95 (isto é, 95% de probabilidade de extinção em 30 anos), e, sem a epidemia, o valor de pE é 0,85. A estimativa geral de extinção da espécie para uma opção, E(pE), é, então, determinada por:

$$E(pE) = \text{probabilidade da primeira opção} \times pE \text{ da primeira opção} + \text{probabilidade da segunda opção} \times pE \text{ da segunda opção},$$

que, no caso da opção *status quo*, é

$$E(pE) = (0{,}1 \times 0{,}95) + (0{,}9 \times 0{,}85) = 0{,}86.$$

Os valores de pE e E(pE) para as opções de intervenção são calculados de maneira semelhante. A última coluna na Figura 7.23 lista os custos estimados das várias opções.

Vamos considerar agora duas das opções de manejo intervencionista em maior detalhe. A primeira é cercar uma área em uma reserva preexistente ou recém-criada, manejando a alta densidade de rinocerontes resultante com alimentação suplementar e cuidado veterinário. Nesse caso, a doença é um importante perigo: a probabilidade de uma epidemia foi estimada como sendo maior do que na opção *status quo* (0,2 contra 0,1), porque a densidade seria maior. Além disso, se houvesse uma epidemia, a pE seria maior (0,95), pois os animais seriam transferidos de subpopulações isoladas para a área cercada. Por outro lado, se o isolamento tivesse sucesso, a pE esperada cairia para 0,45, produzindo uma E(pE) geral de 0,55. A área cercada custaria cerca de US$60 mil para ser estabelecida e US$18 mil por ano na sua manutenção, resultando em um total de US$600 mil ao longo de 30 anos.

Para o estabelecimento de um programa de reprodução em cativeiro, os animais teriam de ser capturados na natureza, o que deveria resultar em um aumento do pE para 0,95 se o programa falhasse. No entanto, pE diminuiria para zero se o programa tivesse sucesso (em relação à persistência a longo prazo da população em cativeiro). Mas o custo seria alto, pois essa opção envolveria o desenvolvimento de infra-estrutura e técnicas na Malásia e Indonésia (cerca de US$2,06 milhões) e a melhoria daquelas já existentes nos Estados Unidos e Grã-Bretanha (US$1,63 milhões). A probabilidade de sucesso foi estimada em 0,8. Por essa razão, o E(pE) geral é de 0,19.

De onde vêm essas diferentes probabilidades? A resposta é de uma combinação de dados, de seu uso adequado, de uma certa adivinhação embasada em experiências em situações semelhantes e da experiência com espécies semelhantes. Qual seria a melhor opção de manejo? A resposta depende do critério utilizado na definição de "melhor". Suponha que nossa

intenção seja apenas minimizar as chances de extinção, independentemente dos custos. A melhor opção seria a reprodução em cativeiro. Na prática, contudo, os custos dificilmente são ignorados. Então, precisaríamos identificar uma outra opção com um E(pE) aceitavelmente baixo, mas também com um custo aceitável.

pontos fortes da avaliação subjetiva dos especialistas

A abordagem de avaliação subjetiva dos especialistas deve ser elogiada. Ela faz uso dos dados disponíveis, do conhecimento e das experiências em situações que necessitam de uma decisão e quando não há tempo para a realização de mais pesquisas. Além disso, ela explora as diferentes opções de uma maneira sistemática e não renega a verdade lamentável, embora inevitável, de que os recursos serão limitados.

Contudo, ela também possui riscos. Na ausência de todos os dados necessários, a melhor opção recomendada pode simplesmente estar errada. Com o benefício de compreender mais tarde o que deveria ter sido feito (e com certeza alguns especialistas em rinocerontes que não participaram do *workshop* teriam sugerido este resultado alternativo), podemos agora declarar que cerca de US$2,5 milhões foram gastos no processo de captura de rinocerontes de Sumatra. Destes animais, três morreram durante as capturas, seis morreram depois da captura e apenas um dos 21 rinocerontes que atualmente se encontram em cativeiro deu à luz, porém ela já estava prenhe quando foi capturada (dados de N. Leader-Williams citados em Caughley, 1994). Leader-Williams sugere que os US$2,5 milhões poderiam ter sido empregados com maior eficiência na proteção de 700 km² do principal hábitat dos rinocerontes por quase duas décadas. Teoricamente, essa área poderia manter uma população de 70 rinocerontes de Sumatra, a qual, com uma taxa de crescimento de 0,06 por indivíduo por ano (apresentada por outras espécies de rinocerontes sob regimes de proteção adequados), teria permitido o nascimento de 90 filhotes durante este período.

7.5.5.3 Um modelo matemático geral do tempo de persistência populacional

uma abordagem de modelagem geral...

Da maneira mais simples possível, espera-se que o provável tempo de persistência de uma população, T, seja influenciado por seu tamanho, N, sua taxa intrínseca de crescimento, r, e a variância em r resultante da variação nas condições ambientais ao longo do tempo, V. Espera-se que a incerteza demográfica tenha influência apenas em populações muito pequenas; o tempo de persistência aumenta de um baixo nível quando há um número muito pequeno de indivíduos, mas aproxima-se do infinito em populações relativamente pequenas (curva tracejada na Figura 7.24).

Vários pesquisadores têm manipulado a matemática do crescimento populacional, adicionando a incerteza na expressão da taxa intrínseca de crescimento, para fornecer uma estimativa explícita, T, do tempo médio de extinção como uma função da capacidade de suporte, K (brevemente revisada por Caughley, 1994). Por meio de uma série de aproximações (p. ex., que a incerteza demográfica é inconseqüente e que r é constante, exceto quando a população está na capacidade de suporte, quando r é zero), Lande (1993) produziu uma das equações mais acessíveis:

$$T = \frac{2}{Vc}\left(\frac{K^c - 1}{c} - \ln K\right)$$

em que:

$$c = 2r/V - 1,$$

r é a taxa intrínseca de aumento e V é a variância em r resultante da variação nas condições ambientais ao longo do tempo.

Essa equação é a base das curvas sólidas da Figura 7.24, as quais indicam que o tempo médio de extinção é maior para os maiores tamanhos populacionais máximos (K), para as mais altas taxas intrínsecas de crescimento populacional e quando as influências ambientais na expressão de r são menores. Ao contrário de afirmações anteriores de que os desastres aleatórios impunham uma maior ameaça do que as menores variações ambientais, essa análise indica que o que realmente importa é a relação entre a média e a variância de r (Lande, 1993; Caughley, 1994). A relação entre o tempo de persistência e o tamanho populacional apresenta uma curva acentuada para cima (isto é, ela tem influência apenas para tamanhos populacionais pequenos ou intermediários) se a taxa média de aumento for maior do que a variância. Por outro lado, se a variância for maior do que a média, a relação é convexa – fazendo com que, mesmo sob grandes tamanhos populacionais, a incerteza ambiental ainda influencie no provável tempo de persistência. Isso tudo faz um bom sentido intuitivo, mas pode ser utilizado na prática?

posta à prova

Em seu estudo do mangabei-do-rio-Tana (*Cercocebus galeritus galeritus*), no Quênia, Kinnaird e O'Brien (1991) usaram uma equação semelhante para estimar o tamanho populacional (K) necessário para propiciar uma probabilidade de persistência de 95% por 100 anos. Esse primata em perigo está confinado às florestas inundáveis de um único rio, onde sua população diminuiu de 1.200 para 700 indivíduos entre 1973 e 1988 apesar da criação de uma unidade de conservação. Seu hábitat naturalmente distribuído em manchas tem sido ainda mais fragmentado progressivamente pela expansão da agricultura. Os parâmetros do modelo, estimados com base em alguns dados populacionais reais, foram considerados como r=0,11 e V=0,20. Este último valor é especialmente incerto, pois os dados disponíveis cobrem apenas um período de poucos anos. A substituição desses valores no modelo produziu uma PMV de 8 mil indivíduos. Usando a norma prática padrão descrita anteriormente, de que para evitar problemas genéticos seria necessário um tamanho populacional efetivo de 500 indivíduos,

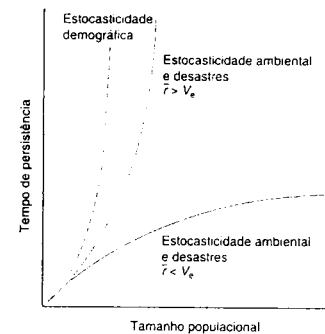



FIGURA 7.24 Relação entre o tempo de persistência da população e o tamanho populacional, ambos em escalas arbitrárias, quando a população é sujeita à incerteza demográfica ou à incerteza ambiental/desastres (segundo Lande, 1993).

uma população real de cerca de 5 mil indivíduos foi aconselhada. Dado o hábitat disponível, foi concluído que esses macacos não poderiam atingir um tamanho populacional de 5 mil a 8 mil indivíduos. Além disso, Kinnaird e O'Brien consideram improvável que essa espécie naturalmente rara e restrita tenha algum dia possuído uma população desse tamanho. Ou os dados eram deficientes (p. ex., a variação ambiental em r pode ser menor do que a estimada se eles forem capazes de alterar sua dieta em resposta a mudanças no hábitat), ou o modelo é muito geral para ser utilizado de forma adequada em casos específicos. É provável que esta última opção seja verdadeira. Contudo, isso não deve desmerecer o valor dos ecólogos que continuam a buscar generalizações acerca dos processos que formam a base dos problemas enfrentados pelos biólogos da conservação.

7.5.5.4 Modelos de simulação: análise de viabilidade populacional (AVP)

Os modelos de simulação fornecem uma maneira alternativa e mais específica de determinar a viabilidade populacional. Em geral, eles incluem as taxas de sobrevivência e de reprodução em populações estruturadas em classes etárias. As variações aleatórias nestes elementos ou em K podem ser empregadas para representar o impacto da variação ambiental, incluindo os desastres com freqüência e intensidade conhecidos. A dependência da densidade pode ser introduzida, se necessário, bem como a exploração ou a suplementação da população. Nos modelos mais sofisticados, cada indivíduo é tratado separadamente em relação à probabilidade, com sua incerteza acoplada, de que sobreviverá ou produzirá um determinado número de descendentes no período de tempo atual. O programa é rodado muitas vezes, e cada vez produz uma trajetória populacional diferente devido aos elementos randômicos envolvidos. Os resultados, para cada conjunto de parâmetros do modelo utilizados, incluem estimativas anuais do tamanho populacional e a probabilidade de extinção durante o período modelado (representada pela proporção das populações simuladas que foram extintas).

Na Austrália, os coalas (*Phascolarctos cinereus*) são considerados quase ameaçados em nível nacional, pois o estado de conservação das populações de diferentes partes do país varia de fora de perigo a vulneráveis ou extintas. O principal objetivo da estratégia de manejo nacional é manter populações viáveis ao longo de toda a sua distribuição natural (ANZECC, 1998). Penn e colaboradores (2000) usaram uma ferramenta amplamente disponível de previsão demográfica, conhecida como VORTEX (Lacey, 1993), para modelar duas populações em Queensland, uma que se acreditava estar em declínio (em Oakey) e outra considerada fora de perigo (em Springsure). A reprodução inicia aos dois anos, nas fêmeas, e aos três, nos machos. Os outros valores demográficos usados nas duas AVPs tiveram origem a partir de um extenso conhecimento das duas populações e são mostrados na Tabela 7.7. Observe como a população de Oakey tinha uma mortalidade de fêmeas um pouco maior e menos fêmeas deixando descendentes a cada ano. A população de Oakey foi modelada desde 1971, e a de Springsure, desde 1976 (datas das primeiras estimativas de densidade disponíveis), e as trajetórias do modelo de fato indicaram um declínio e uma estabilidade, respectivamente. Ao longo do período modelado (Figura 7.25), a probabilidade de extinção da população de Oakey era de 0,380 (isto é, 380 de mil iterações acabaram em extinção), sendo que essa probabilidade para a população de Springsure era de 0,063. Os gestores preocupados com espécies criticamente em perigo em geral não têm a possibilidade de monitorar as populações para checar a precisão de suas previsões. Por outro lado, Penn e colaboradores (2000) foram capazes de comparar as previsões de suas AVPs com as trajetórias reais das populações, já que as populações de coala são monitoradas continuamente desde a década de 1970 (Figura 7.25). As trajetórias previstas estiveram próximas das tendências populacionais reais, em especial para a população de Oakey, e isso fornece uma confiança adicional na abordagem de modelagem.

A precisão das previsões do VORTEX e de outras ferramentas de modelagem de simulações também foi alta em trabalho desenvolvido por Brook e colaboradores (2000) com base em conjuntos de dados de longo prazo de 21 espécies animais. Como tais modelos podem ser utilizados no manejo? Os governos locais em New South Wales são obrigados a preparar amplos planos de manejo de coalas e a assegurar que os desenvolvimentistas realizem um levantamento de coalas nos hábitats apropriados quando solicitam licença para a construção de um prédio que afete uma área maior do que 1 ha. Penn e colaboradores (2000) defendem que a modelagem

TABELA 7.7 Valores utilizados como entrada para as simulações das populações de coala em Oakey (em declínio) e Sprinsure (fora de perigo), Austrália. Os valores entre parênteses representam o desvio-padrão devido à variação ambiental; o procedimento de modelagem envolve a seleção de valores aleatórios dentro da amplitude observada. Assume-se que as catástrofes ocorrem com uma certa probabilidade; nos anos em que o modelo seleciona uma catástrofe, a reprodução e a sobrevivência são reduzidas pelos multiplicadores mostrados (segundo Penn *et al.*, 2000).

Variável	*Oakey*	*Sprinsure*
Idade máxima	12	12
Razão sexual (proporção de machos)	0,575	0,533
Tamanho da ninhada de 0 (%)	57 (± 17,85)	31 (± 15,61)
Tamanho da ninhada de 1 (%)	43 (± 17,85)	69 (± 15,61)
Mortalidade de fêmeas na idade 0	32,50 (± 3,25)	30 (± 3)
Mortalidade de fêmeas na idade 1	17,27 (± 1,73)	15,94 (± 1,59)
Mortalidade de fêmeas adultas	9,17 (± 0,92)	8,47 (± 0,85)
Mortalidade de machos na idade 0	20 (± 2)	20 (± 2)
Mortalidade de machos na idade 1	22,96 (± 2,30)	22,96 (± 2,30)
Mortalidade de machos na idade 2	22,96 (± 2,30)	22,96 (± 2,30)
Mortalidade de machos adultos	26,36 (± 2,64)	26,36 (± 2,64)
Probabilidade de catástrofes	0,05	0,05
Multiplicador para reprodução	0,55	0,55
Multiplicador para sobrevivência	0,63	0,63
% de machos no conjunto reprodutor	50	50
Tamanho populacional inicial	46	20
Capacidade de suporte, *K*	70 (± 7)	60 (±6)

AVP pode ser usada para determinar se qualquer esforço em prol da proteção de um hábitat será recompensado por uma população viável.

FIGURA 7.25 Tendências observadas da população de coalas (♦) em comparação com as trajetórias (▲ ± 1 DP) previstas por mil iterações de VORTEX em (a) Oakey e (b) Springsure, EUA (segundo Penn *et al.*, 2000).

A população dos elefantes-africanos (*Loxodonta africana*) em geral está em declínio e prevê-se que poucos indivíduos sobreviverão durante as próximas décadas fora das áreas com alto nível de segurança, principalmente devido à perda de hábitat e à caça para retirada de marfim. Para os seus modelos de simulação, Armbruster e Lande (1992) decidiram representar a população de elefantes em 12 classes de idade discretas de cinco anos. Os valores de sobrevivência para cada classe etária e as taxas reprodutivas dependentes da densidade foram derivadas de uma extensa base de dados do Parque Nacional Tsavo, no Quênia, porque a sua natureza semi-árida tem as características gerais das terras planejadas para o estabelecimento das reservas de caça atuais e futuras. A estocasticidade ambiental, talvez tratada melhor como desastres, foi incorporada como eventos possíveis de seca que afetam diferentemente a sobrevivência das classes sexuais e etárias – mais uma vez se utilizando dados reais de Tsavo, baseados em um ciclo de secas leves de cerca de 10 anos sobreposto a um ciclo mais grave de 50 anos e a um ciclo de 250 anos, ainda mais grave. A Tabela 7.8 mostra a sobrevivência de fêmeas sob condições "normais" e sob as três condições de seca. A relação entre área de hábitat e probabilidade de extinção foi examinada em simulações de mil anos com e sem um regime de seleção. Pelo menos mil repetições foram realizadas para cada modelo, e muito mais repetições (até 30 mil), para atingir uma confiabilidade estatística aceitável nas menores probabilidades de extinção associadas com áreas de hábitat maiores. Uma extinção ocorria quando nenhum indivíduo sobrevivia ou quando apenas indivíduos de um sexo permaneciam na população.

Os resultados indicam que uma área de 1.300 km² é necessária para produzir uma probabilidade de persistência de 99% por mil anos (Figura 7.26). Esse resultado conservador foi escolhido devido à dificuldade de restabelecer populações viáveis em áreas isoladas onde ocorreram extinções e devido ao longo tempo de geração dos elefantes (cerca de 31 anos). Na realidade, os pesquisadores recomendaram aos gestores ambientais uma estimativa ainda mais conservadora de área mínima para reservas, de 2.600 km². Os dados são menos confiáveis para a sobrevivência da classe etária mais jovem e para o regime de seca de longo prazo. Além disso, uma "análise de sensibilidade" mostra que a probabilidade de extinção é particularmente sensível a pequenas variações nesses parâmetros. Apenas 35% dos parques e reservas de caça existentes na África Central e Meridional são maiores do que 2.600 km².

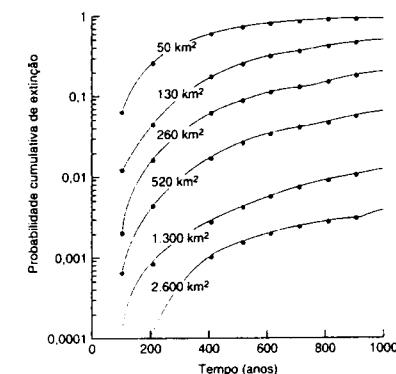



FIGURA 7.26 Probabilidade cumulativa de extinção da população de elefantes ao longo de mil anos em seis áreas de hábitat de diferentes tamanhos (sem seleção) (segundo Armbruster & Lande, 1992).

Muitos aspectos da bionomia das plantas apresentam desafios especiais para a modelagem de simulações, incluindo a dormência das sementes, o recrutamento altamente periódico e o crescimento por clones (Menges, 2000). Contudo, assim como ocorre com os animais sob risco de extinção, diferentes cenários de manejo podem ser simulados de maneira útil em AVPs. A apanha-moscas-real (*Silene regia*) é uma planta de vida longa, iterópara perene de pradaria cuja distribuição geográfica foi reduzida dramaticamente. Menges e Dolan (1998) coletaram dados demográficos por até sete anos em 16 populações

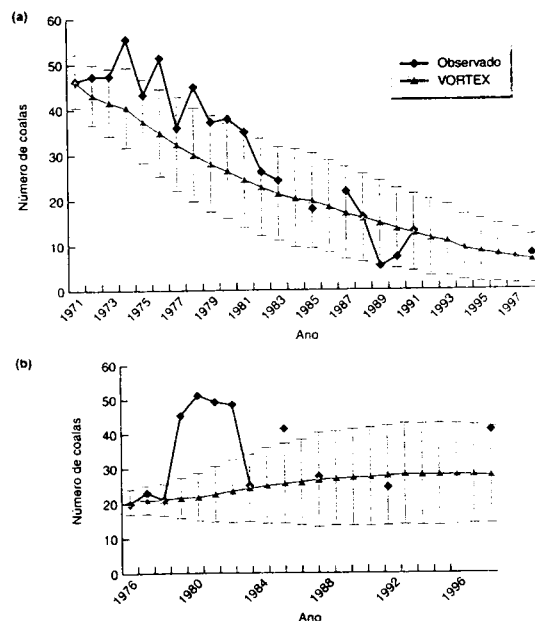



TABELA 7.8 Sobrevivência de 12 classes etárias de elefantes em anos normais (ocorrem em 47% dos períodos de cinco anos) e em anos com ciclos de seca de 10 (41% dos períodos de cinco anos), 50 e 250 anos (10 e 2% dos períodos de cinco anos, respectivamente) (segundo Armbruster & Lande, 1992)

	Sobrevivência de fêmeas			
Classes etárias (anos)	*Anos normais*	*Secas de 10 anos*	*Secas de 50 anos*	*Secas de 250 anos*
0 a 5	0.5	0,477	0,25	0,01
5 a 10	0,887	0,877	0,639	0,15
10 a 15	0,884	0,884	0,789	0.2
15 a 20	0,898	0,898	0,819	0,2
20 a 25	0,905	0,905	0,728	0,2
25 a 30	0,883	0,883	0,464	0,1
30 a 35	0,881	0,881	0,475	0,1
35 a 40	0,875	0,875	0,138	0,05
40 a 45	0,857	0,857	0,405	0,1
45 a 50	0,625	0,625	0,086	0,01
50 a 55	0,4	0,4	0,016	0,01
55 a 60	0	0	0	0

do meio-oeste dos EUA (número de adultos nas populações variando de 45 a 1.302), as quais estavam sujeitas a diferentes regimes de manejo. A espécie apresenta alta sobrevivência, crescimento lento, floração freqüente e sementes sem dormência, mas recrutamento muito episódico (a maioria das populações não produz plântulas em muitos anos). Foram elaboradas matrizes, como a ilustrada na Tabela 7.9, para cada população e ano. Múltiplas simulações foram, então, rodadas para cada matriz para determinar a taxa finita de aumento (λ, ver Seção 4.7) e a probabilidade de extinção em mil anos. A Figura 7.27 mostra a mediana da taxa finita de aumento para 16 populações agrupadas pelo tipo de regime de manejo em anos com ocorrência de recrutamento de plântulas e em anos sem recrutamento. Todos os locais onde λ foi maior que 1,35, quando houve recrutamento, foram manejados com fogo, e alguns também com ceifa; nenhuma dessas populações teve previsão de extinção durante o período modelado. Por outro lado, as populações não-manejadas, ou cujo manejo não incluía o fogo, apresentaram valores mais baixos de λ, e todas, exceto duas, tiveram probabilidades de extinção previstas (ao longo de mil anos) de 10 a 100%. A recomendação de manejo óbvia é prescrever o uso de fogo para dar oportunidade de recrutamento de plântulas. As baixas taxas de estabelecimento de plântulas no campo podem ocorrer devido à frugivoria por roedores ou formigas e/ou à competição por luz com a vegetação estabelecida (Menges e Dolan, 1998) – áreas queimadas provavelmente reduzem um destes efeitos negativos ou ambos. Enquanto o regime de manejo foi o melhor prognóstico de persistência, é interessante observar que as populações com maior diversidade genética também apresentaram maiores medianas de λ.

Em um mundo ideal, uma AVP permitiria produzir uma recomendação específica e confiável do tamanho populacional ou da área de reserva necessários para uma espécie ameaçada de extinção, os quais permitiriam sua persistência por um certo período de tempo e com um dado grau de probabilidade. Mas isso é raramente atingido, porque os dados biológicos em geral carecem da qualidade necessária. Os modeladores

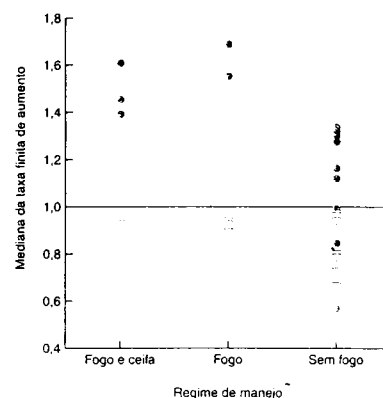



FIGURA 7.27 Mediana das taxas finitas de aumento de populações de *Silene regia* em função do regime de manejo em anos com (•) e sem ( ) recrutamento de plântulas. Os regimes de manejo sem o fogo incluem apenas a ceifa, o uso de herbicidas ou nenhum manejo.

sabem disso, e é importante que os biólogos da conservação também tenham essa consciência. Considerando a inevitável limitação da falta de conhecimento e da falta de tempo e oportunidades para coletar dados, o exercício de modelagem não passa de uma racionalização do problema e uma quantificação das idéias. Além disso, embora tais modelos produzam resultados quantitativos, o bom senso nos diz para confiar nos resultados apenas em seu aspecto qualitativo. Não obstante, os exemplos anteriores mostram como podemos construir modelos que permitem fazer o melhor uso possível dos dados disponíveis com base na teoria ecológica discutida nos Capítulos 4 a 6 e que podem nos dar confiança na seleção da melhor opção de manejo disponível e identificar a importância relativa dos fatores que ameaçam uma população (Reed *et al.*, 2003). Os tipos de manejo intervencionista que podem ser recomendados incluem a translocação de indivíduos para in-

TABELA 7.9 Exemplo de uma matriz de projeção para uma determinada população de *Silene regia* de 1990 a 1991, assumindo recrutamento. Os números representam a proporção de indivíduos que mudam do estágio apresentado na coluna para o estágio apresentado na linha (os valores em negrito representam plantas que permanecem no mesmo estágio). "Vivo indefinido" representa indivíduos sem dados para tamanho ou floração, normalmente como resultado de ceifa ou herbivoria. Os números na primeira linha indicam as plântulas produzidas por plantas em floração. A taxa de aumento finita λ para esta população é de 1,67. O local é manejado com prescrição de fogo (segundo Menges e Dolan, 1998).

	Plântula	*Vegetativo*	*Floração pequena*	*Floração média*	*Floração grande*	*Vivo indefinido*
Plântula	–	–	5,32	12,74	30,88	-
Vegetativo	0,308	**0,111**	0	0	0	0
Floração pequena	0	0,566	**0,506**	0,137	0,167	0,367
Floração média	0	0,111	0,210	**0,608**	0,167	0,300
Floração grande	0	0	0,012	0,039	**0,667**	0,167
Vivo indefinido	0	0,222	0,198	0,196	0	**0,133**

crementar populações-alvo, a criação de unidades de conservação maiores, o aumento da capacidade de suporte por meio da suplementação alimentar, a restrição da dispersão pela construção de cercas, a adoção de filhotes pelo homem (ou a adoção de filhotes por espécies aparentadas), a redução da mortalidade pelo controle dos predadores ou caçadores, ou por meio de vacinação e, obviamente, a preservação do hábitat.

7.5.6 Conservação de metapopulações

Observamos na Seção 7.5.4 que as extinções locais são eventos comuns. Dessa forma, os biólogos da conservação precisam estar conscientes da importância crítica da recolonização dos fragmentos de hábitat se desejarem que as populações fragmentadas persistam. Por isso, precisamos dar uma atenção especial às relações entre os elementos da paisagem, incluindo os corredores de dispersão, no que diz respeito às características da dispersão da espécie-foco (Fahrig e Merriam, 1994).

Westphal e colaboradores (2003) construíram um modelo de ocupação estocástica de parcelas para o passeriforme criticamente em perigo *southern emu-wren* (*Stipiturus malachurus intermedius*) (baseados em matrizes realísticas de extinção e recolonização) e, então, usaram uma técnica conhecida como modelagem dinâmica estocástica para identificar soluções ótimas para seu futuro manejo. A metapopulação da região de Mount Lofty, no sul da Austrália, ocorre em seis manchas remanescentes de hábitat de pântano denso (Figura 7.28). Como os *emu-wren* são maus voadores, os corredores com vegetação apropriada entre as manchas são provavelmente importantes para a persistência da metapopulação. As estratégias de manejo que Westphal e colaboradores (2003) avaliaram foram o aumento das manchas de hábitat existentes, a conexão das manchas por meio de corredores e a criação de uma nova mancha (Figura 7.28). O "custo" de cada estratégia foi padronizado para ser equivalente a uma área replantada de 0,9 ha. O modelo de otimização verificou cada ação de manejo individual e também comparou uma variedade de trajetórias de cenário de manejo (p. ex., construir primeiro um corredor da maior mancha até a sua mancha vizinha; então, no próximo período, aumentar o tamanho da maior mancha; posteriormente, criar uma nova mancha, etc.) para encontrar aqueles que apresentam a maior redução do risco de extinção em um prazo de 30 anos.

As decisões de manejo metapopulacional ótimas dependeram do atual estado da população. Por exemplo, se apenas as duas menores manchas estivessem ocupadas, a melhor ação seria aumentar a área de um deles (mancha 2; estratégia E2). Contudo, se apenas a mancha grande mais resistente à extinção estivesse ocupada, a opção ótima incluiria a sua conexão com manchas vizinhas (estratégia C5). A melhor dessas estratégias fixas reduziu em até 30% as probabilidades de extinção em 30 anos. Por outro lado, as estratégias ótimas dependentes do estado, em que cadeias de diferentes ações foram modeladas ao longo de períodos de tempo sucessivos, reduziram as probabilidades de extinção em 50 a 80% em comparação aos modelos sem manejo. As trajetórias de cenário ótimas variaram de acor-

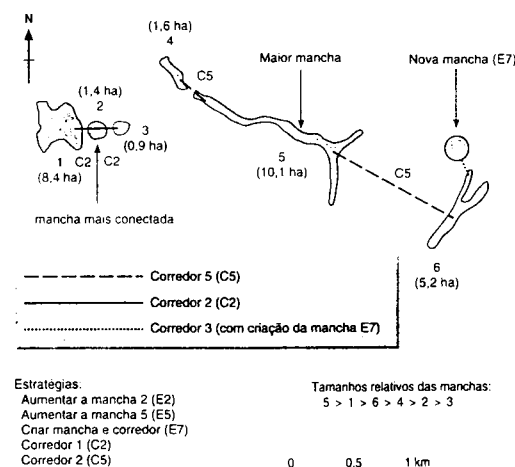



FIGURA 7.28 Metapopulação do passeriforme *southern emu-wren*, mostrando o tamanho e a localização das manchas de hábitat e corredores. Ver texto para maiores detalhes (segundo Westpnal *et al.*, 2003).

do com o estado inicial da metapopulação e são mostradas na Figura 7.29.

Esses resultados contêm uma série de lições para os biólogos da conservação. Primeiro, decisões ótimas são muito dependentes do estado e devem contar com conhecimento acerca da ocupação das manchas e com um bom entendimento das taxas de extinção e recolonização. Segundo, a seqüência de ações é crítica, e a identificação de uma seqüência ótima só pode ser atingida por meio de uma abordagem como a modelagem dinâmica estocástica (Clark e Mangel, 2000); será difícil chegar a normas práticas simples em se tratando do manejo de metapopulações. O mais importante é que, devido ao fato de os recursos disponíveis para a conservação serem limitados, ferramentas como essas deveriam nos auxiliar a fazer um uso ótimo desses recursos escassos.

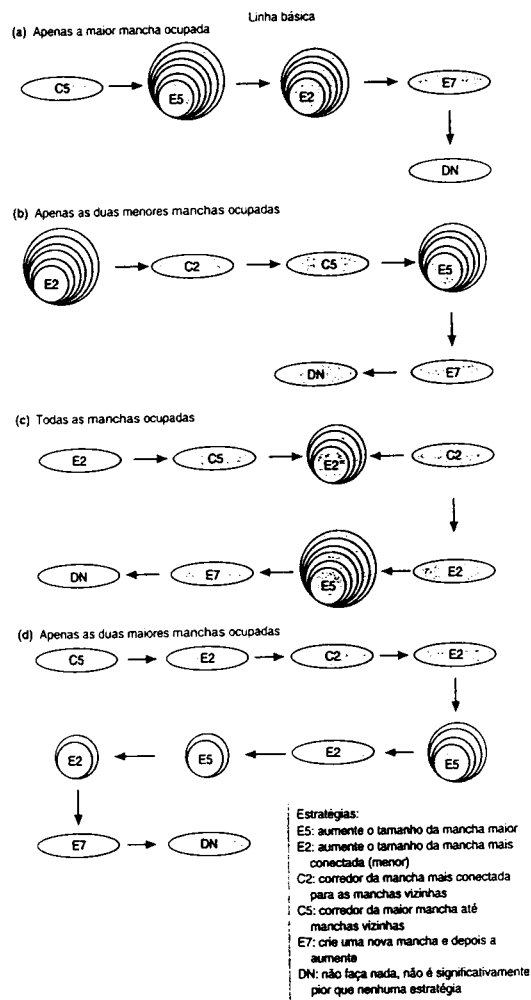



FIGURA 7.29 Trajetórias de cenário de manejo ótimas para diferentes configurações iniciais da metapopulação de *southern emu-wren*. Cada círculo representa uma ação. Círculos concêntricos mostram a execução repetida de uma estratégia antes da implementação da estratégia seguinte. Observe que cada trajetória acaba com uma ação "não faça nada" quando o estado da metapopulação é tal que a ausência de uma ação de manejo não produz uma probabilidade de extinção significativamente pior do que qualquer estratégia de ação (segundo Westphal *et al.*, 2003).

7.6 Mudança climática global e manejo

Dados os aumentos previstos na concentração de dióxido de carbono e outros gases do efeito estufa na atmosfera, acredita-se que a temperatura da Terra aumentará, até o ano, 2100 entre 1,4 e 5,8°C em relação aos níveis observados em 1990 (IPCC, 2001). Os efeitos de tais aumentos poderão ser profundos, por meio do derretimento das geleiras e calotas polares e do subseqüente aumento do nível do mar e, acima de tudo, por meio de mudanças de larga-escala no clima global. Alterações na temperatura e em outros aspectos do clima provocam uma mudança no padrão físico-químico sobre o qual os nichos das espécies estarão sobrepostos no futuro. Em outras palavras, as unidades de conservação já estabelecidas para proteger certas espécies poderão estar nos locais errados, e as espécies atualmente apropriadas para projetos de restauração podem não prosperar mais. Além disso, é provável que cada região do mundo esteja sujeita a um novo conjunto de espécies invasoras, pragas e doenças.

7.6.1 Prevendo a disseminação de doenças e outros invasores em um mundo em mudança

Estamos apenas em um estágio precoce das tendências projetadas em relação à mudança climática global, mas já existem evidências de respostas da flora e da fauna. Assim, a produção de brotos (brotamento) e a floração de uma variedade de plantas está ocorrendo mais cedo, muitas aves, borboletas e anfíbios estão reproduzindo mais cedo e mudanças na distribuição de espécies têm sido detectadas tanto em direção aos pólos quanto em direção a altitudes mais elevadas (Walther *et al.*, 2002; Parmesan e Yohe, 2003). Podemos esperar mudanças muito mais drásticas na distribuição potencial de espécies nativas e invasoras no próximo século.

A dengue é uma doença viral potencialmente fatal limitada hoje aos países tropicais e subtropicais onde existe o mosquito vetor. Nenhum mosquito atualmente existente na Nova Zelândia parece capaz de ser o vetor doença. Em todo o mundo, os dois vetores mais importantes são *Aedes aegypti* e *A. albopictus*. Ambos já foram interceptados na fronteira da Nova Zelândia, e o último, o qual é tolerante a condições relativamente frias, invadiu recentemente a Itália e a América do Norte. Se uma população do mosquito vetor se estabelecer, ela precisará de um único viajante humano que carregue o vírus para desencadear um surto da doença. De Wet *et al.* (2001) usaram o conhecimento dos nichos fundamentais das duas espécies de mosquito em suas áreas de ocorrência natural (em relação à temperatura e à precipitação) juntamente com cenários de mudança global para prever as áreas com maior risco de invasão do vetor e de estabelecimento da doença. Sob as condições climáticas atuais, é improvável que *A. aegypti* seja capaz de se estabelecer em qualquer parte da Nova Zelândia, e *A. albopictus* poderia invadir a parte norte da North Island (Figura 7.30a). No cenário de mudança global mais extremo previsto, a maior parte da North Island e uma porção da South Island correriam risco de invasão por *A. albopictus*. Sob o mesmo cenário, a área da Grande Auckland, no norte da North Island, onde vive uma grande proporção da população humana, ficaria suscetível à invasão pelo vetor mais eficiente do vírus, o *A. aegypti* (Figura 7.30b). Uma fiscalização de fronteira vigilante é essencial, com maior ênfase nos portos de entrada do norte, principalmente Auckland (responsável pela chegada de 75% dos passageiros de viagens aéreas, 74% da carga portuária e 50% da importação de pneus, os quais fornecem a principal rota de transporte para as larvas do mosquito) (Hearnden *et al.*, 1999).

A acácia-espinhosa (*Acacia nilotic indica*) é uma planta leguminosa lenhosa cuja distribuição nativa engloba parte da África e se estende até o leste da Índia. Ela tem invadido muitas partes do mundo, incluindo a Austrália, onde foi introduzida originalmente para fornecer sombra ou forragem ou servir como ornamental. Ela se disseminou amplamente e hoje é considerada uma praga nociva, pois reduz a produção de pastagem e impede a reunião dos rebanhos e o acesso à água. Com base nas condições de sua área de ocorrência natural, Kriticos e colaboradores (2003) determinaram o nicho fundamental da espécie em relação aos limites de tolerância mínimos e máximos e ao ótimo em termos de temperatura e umidade e aos limiares de estresse por frio, calor, seca e excesso de água. Eles, então, modelaram o potencial invasor da acácia espinhosa sob dois cenários de mudança climática. Ambos assumiram um aumento de temperatura de 2°C, juntamente com um aumento ou um decréscimo de 10% na precipitação, tendo em vista que há uma considerável incerteza sobre os efeitos da mudança global sobre a precipitação na Austrália (Figura 7.31). A distribuição atual real da acácia-espinhosa está espalhada dentro da região indicada pelo modelo, mas ela ainda não se disseminou por todas as áreas previstas. Quando a mudança climática é considerada, sua abrangência de invasão eventual poderia ser muito maior, em particular porque a planta pode ser mais eficiente em seu uso da água como resultado do efeito de fertilização do aumento do dióxido de carbono atmosférico. Assim, o aumento da concentração atmosférica pode ter tanto efeitos indiretos, por meio da mudança climática, quanto efeitos diretos sobre o desempenho e a distribuição das plantas (Volk *et al.*, 2000). Uma maior difusão da espécie poderia ser contida, porque as árvores podem ser removidas fisicamente e a

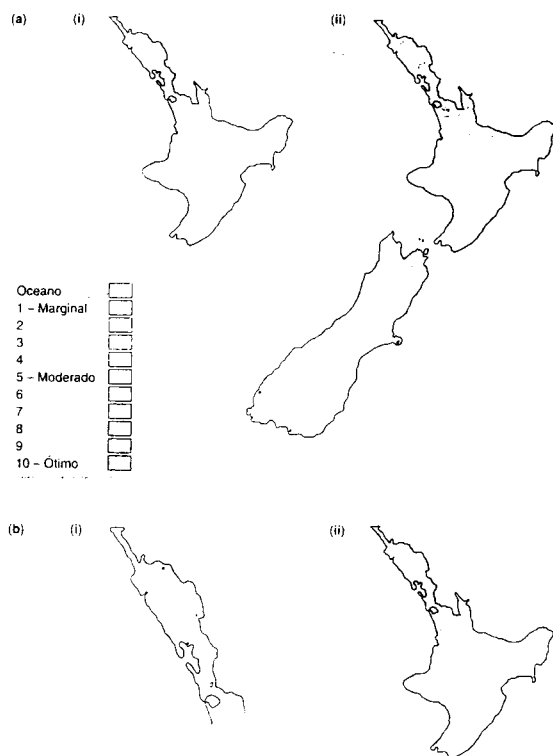



FIGURA 7.30 Mapas de risco de dengue em decorrência da invasão da Nova Zelândia por (a) *Aedes albopictus* sob (i) condições climáticas atuais e (ii) um cenário de mudança climática extrema em 2100, e (b) *A. aegypti* sob (i) um cenário de mudança climática extrema em (i) 2050 e (ii) 2100 (segundo de Wet *et al.*, 2001).

dispersão das sementes (nas fezes dos animais domésticos) pode ser prevenida, desde que os animais não sejam transportados de maneira indiscriminada. Um componente crucial para conter a invasão seria um aumento na conscientização pública em relação a essa praga e como controlá-la (Kriticos *et al.*, 2003).

7.6.2 Manejando espécies sob risco de extinção

A temperatura e a umidade também têm uma forte influência no ciclo de vida das borboletas. Beaumont e Hughes (2002) usaram a abordagem aplicada para a acácia-espinhosa para prever o efeito da mudança climática sobre a distribuição de 24 espécies de borboletas australianas. Mesmo sob um conjunto de condições moderadas a longo prazo (aumento de temperatura de 0.8 a 1,4°C até 2050), as distribuições de 13 espécies serão reduzidas em mais de 20%. Em maior risco estão aquelas, como *Hypochrysops halyetus*, que não apenas são especialistas em relação ao seu alimento vegetal, mas que também dependem da presença de formigas para uma interação mutualista. Os modelos sugerem que *H. halyetus*, a qual é restrita a urzais costeiros no oeste da Austrália, perderá entre 58 e 99% da área atual de ocorrência que apresenta as condições climáticas adequadas. Além disso, menos de 27% de sua distribuição geográfica prevista para o futuro ocorrem em locais atualmente habitados por ela. Este resultado salienta um aspecto geral para os gestores: esforços regionais de conservação e as atuais unidades de conservação podem acabar em locais impróprios em um mundo em modificação.

Téllez-Valdés e Dávila-Aranda (2003) exploraram essa questão em relação aos cactos, forma vegetal dominante na Reserva da Biosfera Tehuacán-Cuicatlán, no México. A partir do conhecimento da base biofísica da distribuição das espé-

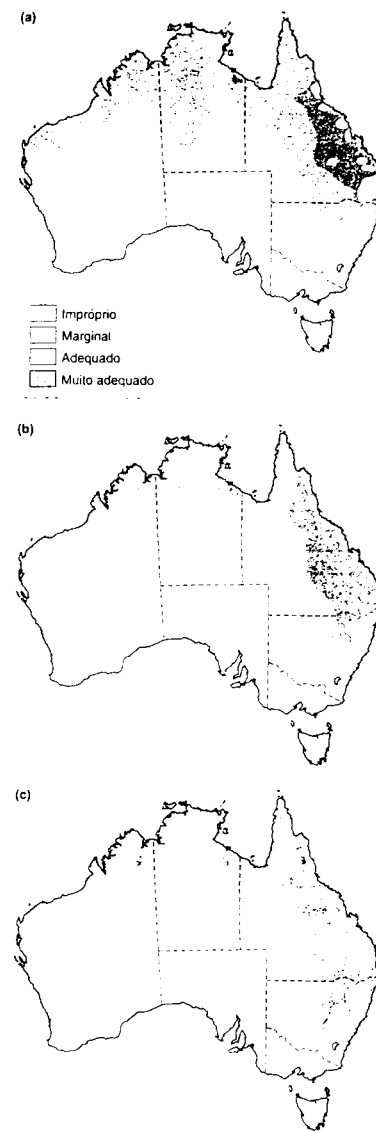



FIGURA 7.31 *(direita)* Distribuição prevista da acácia-espinhosa na Austrália com base (a) no clima atual, (b) em um cenário com um aumento médio de 2°C na temperatura e um aumento de 10% na precipitação e (c) um aumento de 2°C na temperatura e uma diminuição de 10% na precipitação. As distribuições previstas em (b) e (c) também assumem uma crescente eficiência no uso da água pela acácia-espinhosa devido ao efeito de fertilização do aumento no dióxido de carbono atmosférico (segundo Kriticos *et al.*, 2003).

cies atuais e assumindo um de três cenários climáticos futuros, eles previram as distribuições futuras das espécies em relação à localização da reserva. A Tabela 7.10 mostra como a distribuição potencial das espécies se contraiu ou expandiu em vários cenários. Com base no cenário mais extremo (um aumento médio de temperatura de 2,0°C e uma redução de 15% na precipitação), é evidente que mais de metade das espécies que estão atualmente restritas à reserva poderão ser extintas. Há ainda a previsão de que uma segunda categoria de cactos, cujas distribuições atuais estão quase igualmente localizadas dentro e fora da reserva, terá uma redução de suas áreas de ocorrência de tal forma que suas distribuições ficarão quase exclusivamente confinadas à reserva. Uma última categoria de espécies, cujas distribuições atuais são muito mais abrangentes, também sofrerá uma redução, mas essas espécies, no futuro, ainda poderão estar distribuídas dentro e fora da reserva. No caso destes cactos, então, a localização da reserva parece prover de forma adequada as necessidades das alterações potenciais de sua distribuição.

Observamos que o desempenho da borboleta *Hypochrysops halyetus* não depende apenas de sua própria fisiologia e comportamento, mas também de uma interação mutualista com formigas. Além disso, enquanto as distribuições dos cactos são fundamentalmente dependentes de condições físico-químicas apropriadas, é provável que elas também sejam influenciadas pela competição por recursos com outras plantas e por suas interações com as espécies que os utilizam como alimento. Na segunda seção do livro, enfocaremos nossa atenção à ecologia das interações entre populações.

Os ecólogos e os gestores ambientais precisam identificar maneiras efetivas de aplicar o conhecimento científico para lidar com a ampla gama de problemas ambientais que enfrentamos. Neste capítulo, discutimos aplicações ecológicas da teoria e do conhecimento nos níveis individual e populacional. Este é o primeiro de um trio de capítulos; os outros abordarão de uma maneira semelhante a aplicação dos fundamentos da ecologia no nível das interações interespecíficas (Capítulo 15) e no nível das comunidades e ecossistemas (Capítulo 22).

As estratégias de manejo em geral se baseiam na habilidade de prever onde as espécies se adaptarão melhor, seja no caso de desejarmos realizar a revegetação de solos contaminados, restaurar hábitats degradados de espécies animais, prever a distribuição futura de espécies invasoras (e, por meio de medidas de biossegurança, evitar sua chegada) ou conservar espécies sob risco de extinção em novas unidades de conservação. Des-

TABELA 7.10 Distribuições centrais (km²) potenciais de cactos sob as atuais condições climáticas e sob três cenários de mudança climática, no México. As espécies da primeira categoria de cactos estão hoje completamente restritas à Reserva da Biosfera Tehuacán-Cuicatlán, de 10.000 km². As da segunda categoria têm uma distribuição atual equilibrada dentro e fora da reserva. A distribuição atual das espécies da última categoria se estende muito além dos limites da reserva (segundo Téllez-Valdés & Dávila-Aranda, 2003)

Categoria	*Clima atual*	*+1,0ºC -10% precipitação*	*+2,0ºC -10% precipitação*	*+2,0ºC -15% precipitação*
Restrita à reserva				
Cephalocereus columna-trajani	138	27	0	0
Ferocactus flavovirens	317	532	100	55
Mammillaria huitzilopochtli	68	21	0	0
Pachycereus hollianus	5.130	1,124	486	69
Polaskia chende	175	87	0	0
Polaskia chichipe	157	83	76	41
	387	106	10	0
Distribuição intermediária				
Coryphantha pycnantha	1.367	2,881	1.088	807
Echinocactus platyacanthus f. grandis	1.285	1,046	230	1.148
Ferocactus haematacanthus	340	1,979	1.220	170
Pachycereus weberi	2 709	3.492	1.468	1.012
Distribuição ampla				
Coryphantha pallida	10.237	5.887	3.459	2.920
Ferocactus recurvus	3.220	3.638	1.651	151
Mammillaria dixanthocentron	9.934	7.126	5.177	3.162
Mammillaria polyedra	10.118	5.512	3.473	2.611
Mammillaria sphacelata	3.956	5.440	2.803	2.580
Neobuxbaumia macrocephala	2.846	4 943	3.378	1.964
Neobuxbaumia tetetzo	2.964	1.357	519	395
Pachycereus chrysacanthus	1.395	1.929	872	382
Pachycereus fulviceps	3.306	5.405	2.818	1.071

crevemos como nosso entendimento da teoria do nicho fornece a fundamentação básica para muitas ações de manejo.

A bionomia de uma espécie é outra característica básica que pode guiar o manejo. Certas combinações de características ecológicas ajudam a determinar os padrões vitalícios de fecundidade e sobrevivência, os quais, por sua vez, determinam a distribuição e a abundância das espécies no espaço e no tempo. Consideramos o caso de determinadas características (como o tamanho da semente, a taxa de crescimento, a longevidade e a flexibilidade comportamental) serem úteis para os gestores preocupados com a probabilidade de uma espécie representar uma parte de sucesso em um projeto de restauração de um hábitat, ser uma exótica problemática ou ser uma candidata à extinção e, dessa forma, merecedora de prioridade de conservação. O tamanho corporal se mostrou um indicador particularmente importante do risco de extinção.

Uma característica de particular influência no comportamento dos indivíduos, sejam animais ou plantas, é seu padrão de deslocamento e dispersão. O conhecimento do comportamento migratório e do comportamento de dispersão em um ambiente fragmentado pode dar suporte a tentativas de restauração de hábitats danificados e subótimos, bem como ao planejamento de unidades de conservação. Além disso, um entendimento detalhado dos padrões de transmissão de espécies pela ação do homem nos permite prever e conter a disseminação de espécies invasoras.

A conservação de espécies sob risco de extinção requer um entendimento profundo da dinâmica de pequenas populações. A teoria diz que os biólogos da conservação devem estar atentos aos problemas genéticos das pequenas populações, os quais precisam ser considerados durante a elaboração de planos de manejo para a conservação. As pequenas populações também são sujeitas a certos riscos demográficos que aumentam sua probabilidade de extinção. Enfocamos uma abordagem chamada análise de viabilidade populacional (AVP) – uma determinação das probabilidades de extinção que depende do conhecimento das tabelas de vida, das taxas de aumento populacional, da competição intra-específica, da dependência da densidade, das capacidades de suporte e, quando apropriado, da estrutura da metapopulação. Uma análise cuidadosa das populações de determinadas espécies sob risco pode ser usada para sugerir abordagens de manejo que apresentem a maior probabilidade de assegurar sua persistência.

Um dos maiores desafios do futuro para as espécies, os ecólogos e os gestores ambientais é a mudança climática global. Lidamos com a maneira pela qual podemos utilizar o conhecimento sobre a ecologia das espécies, juntamente com as mudanças globais previstas nos padrões das condições físico-químicas ao redor do globo terrestre, para prever e controlar a disseminação de espécies transmissoras de doenças e outras invasoras e para determinar a localização apropriada para as unidades de conservação.

INTRODUÇÃO

A atividade de todo indivíduo muda o ambiente em que ele vive. Ele pode alterar as condições, como quando a transpiração de uma árvore refresca a atmosfera, ou pode adicionar ou subtrair recursos do ambiente, que poderiam ficar disponíveis a outros organismos, como quando uma árvore projeta sombra sobre outras plantas abaixo dela. Além disso, contudo, os organismos interagem quando os indivíduos influem na vida de outros. Nos capítulos seguintes (8 a 15), consideraremos diversas interações entre indivíduos de espécies diferentes. Distinguimos cinco categorias principais: competição, predação, parasitismo, mutualismo e detritivoria, embora, como a maioria das categorias biológicas, estas cinco categorias não sejam escaninhos perfeitos.

Em termos muito amplos, a "competição" é uma interação em que um organismo consome um recurso que estaria disponível para o consumo de outro organismo. Um organismo priva um outro e, como conseqüência, este cresce mais lentamente, tem menos descendentes e corre um risco maior de morte. Essa privação pode ocorrer entre dois membros da mesma espécie ou entre indivíduos de espécies diferentes. No Capítulo 5, foi examinada a competição *intra*-específica e, no Capítulo 8, estudamos a competição *inter*específica.

Os Capítulos 9 e 10 são dedicados a diversos aspectos da "predação", embora tenhamos definido predação de modo amplo. Agrupamos aquelas situações em que um organismo consome outro e o mata (tal como uma coruja predando um camundongo) e aquelas em que o consumidor ataca apenas uma parte de sua presa, a qual pode crescer novamente e proporcionar uma nova porção em outra ocasião (pastejo). Reunimos também herbivoria (animais comendo vegetais) e carnivoria (animais comendo animais). No Capítulo 9, tratamos da natureza da predação, isto é, o que acontece com o predador e com a presa, dedicando atenção especial à herbivoria, devido às sutilezas que caracterizam a resposta de uma planta ao ataque. Discutimos também o comportamento dos predadores. No Capítulo 10, examinamos as "conseqüências do consumo" em termos da dinâmica de populações do predador e da presa. Essa é a parte da ecologia que tem a maior relevância para os que se dedicam ao manejo de recursos naturais: a eficiência da exploração (seja de peixes, baleias, pastagens ou pradarias) e os controles biológico e químico de pragas e ervas daninhas – temas de que nos ocupamos no Capítulo 15.

A maioria dos processos estudados nesta parte envolve interações genuínas entre organismos de espécies diferentes. Entretanto, quando organismos mortos (ou partes mortas de organismos) são consumidos – decomposição e detritivoria – a relação é muito mais unilateral. Contudo, como conforme descrevemos no Capítulo 11, esses processos incorporam competição, parasitismo, predação e mutualismo: microcosmos de todos os principais processos ecológicos (exceto a fotossíntese).

O Capítulo 12, "Parasitismo e Doença", aborda um tema que, no passado, foi muitas vezes negligenciado pelos ecólogos – e pelos textos de ecologia –, e no entanto mais da metade das espécies conhecidas pertence à categoria dos parasitos. O próprio parasitismo apresenta limites imprecisos, particularmente onde ele se funde com predação. Porém, enquanto um predador em geral consome uma parte ou todo o corpo de muitas presas individuais, um parasito normalmente obtém seus recursos de um ou de poucos hospedeiros e (como muitos predadores pastadores) raramente mata seu hospedeiro imediatamente, se é que chega a matá-lo.

Enquanto os capítulos iniciais desta parte se dedicam amplamente ao conflito entre espécies, o Capítulo 13 trata das interações mutualistas, nas quais ambos os organismos experimentam um benefício líquido. Contudo, conforme veremos, um conflito muitas vezes localiza-se igualmente no cerne das interações mutualistas: cada participante explorando o outro, de modo que o benefício *líquido* aparece somente porque, de forma geral, os ganhos superam as perdas. Tal como o parasitismo, a ecologia do mutualismo freqüentemente tem sido desconsiderada. Entretanto, mais uma vez essa negligência é injustificada: a maior parte da biomassa do mundo é composta por mutualistas.

Os ecólogos freqüentemente têm resumido as interações entre organismos utilizando um código simples que representa cada um dos participantes da interação por meio dos sinais "+", "–" ou "0", dependendo de como ele é afetado pela interação. Assim, uma interação predador-presa (incluindo uma interação herbívoro-planta), em que o predador se beneficia e a presa é prejudicada, é simbolizada por + –; e a interação parasito-hospedeiro é também claramente + –. Outro caso claro é o mutualismo, que, de modo geral, é + +; se os organismos não apresentam qualquer tipo de interação, podemos simbolizar por 0 0 (situação às vezes chamada de "neutralismo"). A detritivoria deve ser simbolizada por + 0, pois o detritívoro se beneficia, enquanto o seu alimento (já morto) não é afetado. O termo geral aplicado às interações é "comensalismo", mas paradoxalmente ele não costuma ser usado para os detritívoros. Em vez disso, esse termo é reservado para aqueles casos, afins ao parasitismo, em que um organismo (o "hospedeiro") fornece recursos ou um abrigo para outro organismo, sem sofrer efeitos prejudiciais perceptíveis. A competição é geralmente descrita como uma interação – –, mas muitas vezes é impossível demonstrar que ambos os organismos são prejudicados. Tais interações assimétricas podem, então, aproximar-se de uma classificação – 0, em geral referida como "amensalismo". Os casos verdadeiros de amensalismo podem ocorrer quando um organismo provoca efeitos prejudiciais (p. ex., uma toxina), estando presente ou não o organismo potencialmente afetado.

Embora os capítulos iniciais desta parte tratem isoladamente dessas diversas interações, os membros de uma população estão sujeitos simultaneamente a muitas delas, com freqüência de todos os tipos imagináveis. Assim, a abundância de uma população é determinada por sua gama de interações (e, na verdade, condições ambientais e disponibilidade de recursos), todas atuando de comum acordo. Portanto, as tentativas para compreender as variações em abundância demandam uma perspectiva de espectro igualmente amplo. Adotamos essa abordagem no Capítulo 14.

Finalmente, no Capítulo 15 são discutidas as aplicações dos princípios desenvolvidos nos capítulos precedentes, tendo como enfoques o controle de pragas e o manejo de recursos naturais. Quanto ao primeiro, a espécie-praga é um competidor ou um predador da espécie desejável (p. ex., plantas de lavoura), e somos predadores das nossas próprias pragas ou manipulamos seus predadores naturais em nosso benefício (controle biológico). Com o último, mais uma vez somos predadores de recursos naturais vivos (árvores exploráveis em uma floresta, peixes no mar), mas o nosso desafio é estabelecer uma relação estável e sustentável com a presa, garantindo posteriores explorações satisfatórias para as gerações seguintes.

Capítulo 8
Competição Interespecífica

8.1 Introdução

A essência da competição interespecífica é que os indivíduos de uma espécie sofrem redução em fecundidade, crescimento ou sobrevivência como resultado da exploração de recursos ou interferência de indivíduos de uma outra espécie. Essa competição provavelmente afeta a dinâmica de populações das espécies competidoras, e a dinâmica, por sua vez, pode influenciar as distribuições das espécies e sua evolução. Naturalmente, a evolução, por *sua* vez, pode influenciar as distribuições e dinâmicas das espécies. Neste capítulo, enfocamos os efeitos da competição sobre as populações de espécies, enquanto o Capítulo 19 examina o papel da competição interespecífica (juntamente com a predação e o parasitismo) na estruturação de comunidades ecológicas. Existem diversos temas introduzidos neste capítulo que são abordados e discutidos de modo mais profundo no Capítulo 20. Os dois capítulos devem ser lidos juntos para uma cobertura completa da competição interespecífica.

8.2 Alguns exemplos de competição interespecífica

uma diversidade de exemplos de [illegible]

Existem muitos estudos sobre competição interespecífica entre espécies de todos os tipos. Inicialmente, escolhemos seis, para ilustrar muitas idéias importantes.

8.2.1 Competição entre peixes salmonídeos

... entre peixes salmonídeos...

Salvelinus malma (Dolly Varden) e *S. leucomaenis* (*white-spotted*) são peixes da família Salmonidae morfologicamente similares e intimamente relacionados. As duas espécies são encontradas juntas em muitos riachos em Hokkaido Island, no Japão, mas *S. malma* é distribuída em altitudes mais elevadas (mais distante, a montante) do que *S. leucomaenis*, com uma zona de sobreposição em altitudes intermediárias. Em riachos onde uma espécie não está presente, a outra expande seus limites, indicando que a distribuição pode ser mantida por competição (isto é, cada espécie sofre e, portanto, é excluída de certos locais, na presença de outras espécies). A temperatura da água, um fator abiótico com conseqüências profundas na ecologia de peixes (já discutida na Seção 2.4.4), aumenta a jusante.

Por meio de experimentos em riachos artificiais, Taniguchi e Nakano (2000) demonstraram que, quando cada espécie foi testada isoladamente, as temperaturas mais elevadas causaram um aumento nos encontros agressivos. Porém, este efeito foi invertido para *S. malma* quando na presença de *S. leucomaenis* (Figura 8.1a). Como reflexo disso, indivíduos de *S. malma* foram impedidos de ocupar posições favoráveis no forrageio quando indivíduos de *S. leucomaenis* estavam presentes e tiveram taxas mais baixas de crescimento e menor probabilidade de sobrevivência.

Assim, os experimentos apóiam à idéia de que *S. malma* e *S. leucomaenis* competem: uma espécie, ao menos, sofre diretamente pela presença da outra. Elas coexistem no mesmo rio, mas em uma escala mais detalhada suas distribuições se sobrepõem muito pouco. Especificamente, *S. leucomaenis* parece eliminar e excluir *S. malma* dos locais a jusante. A razão desse limite superior de *S. leucomaenis* permanece desconhecida, à medida que ela não sofre pela presença de *S. malma* em temperaturas mais baixas.

8.2.2 Competição entre cracas

... entre cracas...

O segundo estudo diz respeito a duas espécies de cracas na Escócia: *Chthamalus stellatus* e *Balanus balanoides* (Figura 8.2) (Connell, 1961). Essas espécies freqüentemente são encontradas juntas, nos mesmos costões rochosos atlânticos do noroeste da Europa. Contudo, os adultos de *C. stellatus* em geral ocorrem em uma zona entre-marés acima da dos adultos de *B. balanoides*, embora os jovens de *C. stellatus* se estabeleçam em grande número na zona de *B. balanoides*. Na tentativa de compreen-

FIGURA 8.1 (a) Freqüência de encontros agressivos iniciados por indivíduos de cada espécie de peixe, durante um experimento de 72 dias em canais de riachos artificiais, com duas réplicas de 50 indivíduos de *Salvelinus malma*) ou 50 indivíduos de *S. leucomaenis*, sozinhos (alopatria) ou 25 indivíduos de cada espécie juntos (simpatria). (b) Freqüência de forrageio. (c) Taxa de crescimento específico em comprimento. As letras diferentes indicam que as médias são significativamente diferentes entre si (de Taniguchi e Nakano, 2000).

der essa zonação, Connell monitorou a sobrevivência de *C. stellatus* jovens na zona de *B. balanoides*. Durante um ano, ele realizou censos sucessivos de indivíduos mapeados e, mais importante, em alguns locais garantiu que jovens de *C. stellatus* estabelecidos na zona de *B. balanoides* se mantiveram livres de contato com indivíduos desta espécie. Ao contrário do padrão normal, tais indivíduos sobreviveram bem, independentemente do nível entre-marés. Assim, a causa normal da mortalidade de jovens de *C. stellatus* aparentemente não foi o aumento dos tempos de submersão das zonas mais baixas, mas a competição de *B. balanoides* nesses locais. A observação direta confirmou que *B. balanoides* reduziu, suplantou ou subjugou *C. stellatus*, e a mortalidade mais alta desta ocorreu durante as estações de crescimento mais rápido de *B. balanoides*. Além disso, os poucos indivíduos de *C. stellatus* que sobreviveram um ano no adensamento de *B. balanoides* eram muito menores do que os que não se submeteram a essa situação. Uma vez que as cracas produziram menos descendentes, ficou evidente que a competição interespecífica também reduziu a fecundidade.

Portanto, *B. balanoides* e *C. stellatus* competem. Essas espécies coexistem no mesmo costão, mas como os peixes da seção anterior, em uma escala mais detalhada suas distribuições se sobrepõem pouco. *B. balanoides* reduz e exclui *C. stellatus* das zonas inferiores; contudo, *C. stellatus* pode sobreviver nas zonas superiores, onde *B. balanoides* não tem essa capacidade, devido à sua comparativa sensibilidade à dessecação.

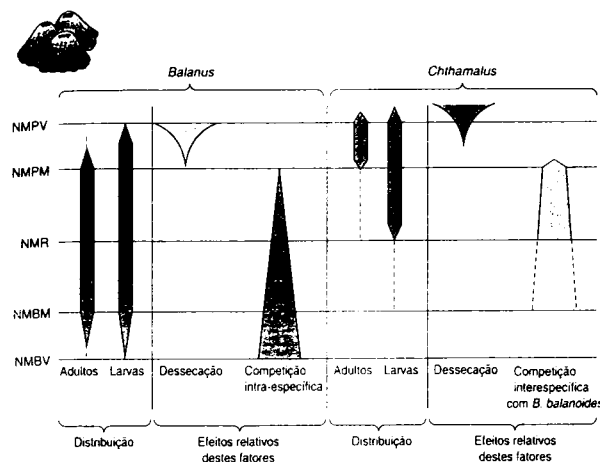



FIGURA 8.2 Distribuição entre-marés de adultos e de larvas recém-estabelecidas de *Balanus balanoides* e *Chthamalus stellatus*, com uma representação diagramática dos efeitos relativos da dessecação e da competição. As zonas são indicadas à esquerda: NMPV (nível médio de preamar, maré viva) até NMBV (nível médio de baixa-mar, maré viva); NMR = nível médio de maré; N = maré morta (segundo Connell, 1961).

8.2.3 Competição entre gálios (*Galium* spp.)

A. G. Tansley, um dos mais famosos "fundadores" da ecologia vegetal, estudou a competição entre duas espécies de gálio (Tansley, 1917). *Galium hercynicum* é uma espécie que cresce naturalmente em solos ácidos da Grã-Bretanha, enquanto *G. pumilum* é limitada a solos mais calcários. Tansley verificou que quando cultivava as espécies separadamente, ambas podiam crescer tanto em solo ácido de um local de *G. hercynicum* quanto em solo calcário de um local de *G. pumilum*. Porém, se eram cultivadas juntas, apenas *G. hercynicum* crescia satisfatoriamente em solo ácido e somente *G. pumilum* crescia satisfatoriamente em solo calcário. Portanto, quando crescem juntas, as duas espécies competem, e uma espécie ganha, enquanto a outra fica tão desfavorecida que é excluída competitivamente do local. O resultado depende do hábitat em que ocorre a competição.

8.2.4 Competição entre espécies de *Paramecium*

O quarto exemplo vem do trabalho clássico do grande ecólogo russo G. F. Gause, que estudou a competição em experimentos de laboratório, utilizando três espécies do protozoário *Paramecium* (Gause, 1934, 1935). Todas as três espécies cresciam bem isoladamente, alcançando capacidades de suporte estáveis em tubos com um meio líquido. Nesses tubos, o *Paramecium* consumia células bacterianas ou de leveduras, que, por sua vez, viviam em farinha de aveia renovada regularmente (Figura 8.3a).

Quando Gause cultivou *P. aurelia* e *P. caudatum* juntas, *P. caudatum* foi reduzida até o ponto de extinção, ficando apenas *P. aurelia* (Figura 8.3b). *P. caudatum* normalmente não teria chegado a morrer tão rápido como aconteceu, mas o procedimento experimental de Gause envolveu a remoção diária de 10% da cultura e de animais. Assim, *P. aurelia* foi bem-sucedida na competição, porque, perto do ponto em que o tamanho de sua população se estabilizava, ela seguia aumentando em 10% por dia (e podia se opor à mortalidade imposta), enquanto *P. caudatum* aumentava apenas cerca de 1,5% ao dia (Williamson, 1972).

Ao contrário, quando *P. caudatum* e *P. bursaria* foram cultivadas juntas, nenhuma delas sofreu um declínio até a extinção – elas coexistiram. Porém, suas densidades estáveis foram muito mais baixas do que quando cresceram isoladamente (Figura 8.3c), indicando que elas estavam em competição (isto é, elas "sofreram"). Contudo, uma observação mais detalhada revelou que, embora vivessem juntas no mesmo tubo, elas estavam espacialmente separadas, como os peixes de Taniguchi e Nakano e as cracas de Connell. *P. caudatum* tendia a alimentar-se das bactérias suspensas no meio, enquanto *P. bursaria* se concentrava nas células de levedura do fundo dos tubos.

8.2.5 Coexistência entre aves

Os ornitologistas sabem que espécies de aves intimamente relacionadas com freqüência coexistem no mesmo hábitat. Cinco espécies de

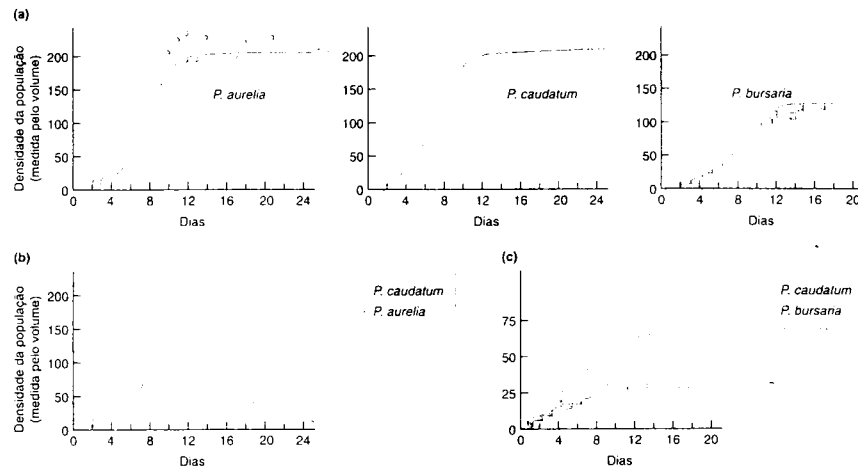



FIGURA 8.3 Competição de *Paramecium*. (a) *P. aurelia*, *P. caudatum* e *P. bursaria* estabelecem populações quando cultivadas separadamente em meio de cultura. (b) No mesmo meio de cultura, *P. aurelia* provoca a extinção de *P. caudatum*. (c) No mesmo meio de cultura, *P. caudatum* e *P. bursaria* coexistem, embora com densidades mais baixas do que as apresentadas separadamente (segundo Clapham, 1973; de Gause, 1934).

chapins (*Parus*), por exemplo, ocorrem juntas em florestas de latifoliadas inglesas: chapim-azul (*P. caeruleus*), o chapim-real (*P. major*), *P. palustris*, chapim-do-salgueiro (*P. montanus*) e chapim-carvão (*P. ater*). Todas estas espécies possuem bicos curtos e procuram alimento principalmente em folhas e galhos, mas às vezes no solo; todas se alimentam de insetos ao longo do ano, bem como de sementes no inverno; e todas nidificam em cavidades, geralmente de árvores. No entanto, quanto mais examinarmos os detalhes da ecologia dessas espécies coexistentes, mais provavelmente encontraremos diferenças ecológicas – por exemplo, no local exato onde se alimentam dentro das árvores, no tamanho do inseto-presa e na dureza das sementes que consomem. A despeito de suas semelhanças, podemos ser tentados a concluir que as espécies de chapim competem um pouco, mas coexistem devido à ingestão de recursos diferentes de maneiras bastante parecidas. Contudo, uma abordagem com rigor científico, para determinar o papel da competição em curso, requer a retirada de uma ou mais espécies competidoras e o monitoramento das respostas das que permaneceram. Martin e Martin (2001) fizeram exatamente isso em um estudo com duas espécies muito similares: as aves canoras *Vermivora celata* e *V. virginiae*, cujos territórios de reprodução se sobrepõem na região central do Arizona. Em parcelas com a presença de apenas uma das espécies, *V. celata* e *V. virginiae* emplumaram entre 78 e 129% mais filhotes por ninho, respectivamente. Esse desempenho melhor foi devido ao maior acesso aos locais preferidos para nidificação e ao conseqüente decréscimo de perdas de filhotes por predação. No caso de *V. virginiae*, a taxa de alimentação também aumentou em parcelas das quais a outra espécie fora retirada (Figura 8.4).

8.2.6 Competição entre diatomáceas

O último exemplo procede de uma pesquisa de laboratório com duas espécies de diatomáceas de água doce: *Asterionella formosa* e *Synedra ulna* (Tilman *et al.*, 1981). Essas duas espécies necessitam de silicato para construir suas paredes celulares. Esse experimento foi incomum, pois, ao mesmo tempo em que foram monitoradas as densidades populacionais, realizou-se o registro do impacto das espécies sobre o seu recurso limitante (o silicato). Quando uma espécie era cultivada isoladamente, em um meio de cultura ao qual eram adicionados recursos de forma contínua, se alcançava uma capacidade de suporte estável, mantendo-se o silicato em uma concentração baixa constante (Figura 8.5a, b). Contudo, ao explorar este recurso, *S. ulna* reduziu a concentração de silicato até um nível mais baixo do que o provocado por *A. formosa*. Em conseqüência, quando as duas espécies foram cultivadas juntas, *S. ulna* manteve a concentração a um nível demasiado baixo para a sobrevivência e a reprodução de *A. formosa*. Portanto, *S. ulna* excluiu competitivamente *A. formosa* de culturas mistas (Figura 8.5c).

8.3 Avaliação: algumas características gerais da competição interespecífica

8.3.1 Esclarecendo aspectos ecológicos e evolutivos da competição

Os exemplos anteriores mostram que os indivíduos de espécies diferentes podem competir, o que não é surpreendente. Os experimentos de campo com cracas e espécies de *Vermivora* também mostram que espécies diferentes competem na natureza (isto é, houve uma redução interespecífica mensurável da abundância e/ou fecundidade e/ou sobrevivência). Além disso, parece que as espécies competidoras podem excluir-se mutuamente de determinados hábitats, de modo que não coexistam (como com os gálios, as diatomáceas e o primeiro par de espécies de *Paramecium*), ou podem coexistir, talvez utilizando o hábitat de uma maneira um pouco diferente (p. ex., as cracas e o segundo par de espécies de *Paramecium*).

Todavia, o que acontece com os chapins coexistentes? Certamente as cinco espécies de aves coexistem e utilizam o hábitat de um modo um pouco distinto. Porém, isso tem alguma relação com a competição? É possível que sim. Pode ser que as cinco espécies de chapim coexistam como resultado de respostas evolutivas à competição interespecífica. Isso requer

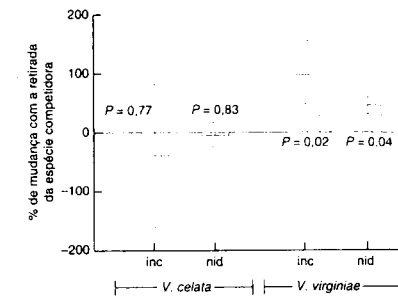



FIGURA 8.4 Diferença porcentual nas taxas de alimentação (média ± EP) de *Vermivora celata* e *V. virginiae*, em parcelas em que uma das espécies foi retirada experimentalmente. As taxas de alimentação (visitas ao ninho com alimento, por hora) foram medidas durante o período de incubação (taxas de machos se alimentando e de fêmeas incubando no ninho) e durante o período de nidificação (taxas combinadas de alimentação e nidificação dos dois progenitores). Os valores *P* provêm dos testes-*t* da hipótese segundo a qual cada espécie teve taxas de alimentação mais altas nas parcelas em que a outra espécie fora retirada. Esta hipótese foi confirmada para *V. virginiae*, mas não para *V. celata* (segundo Martin e Martin, 2001).

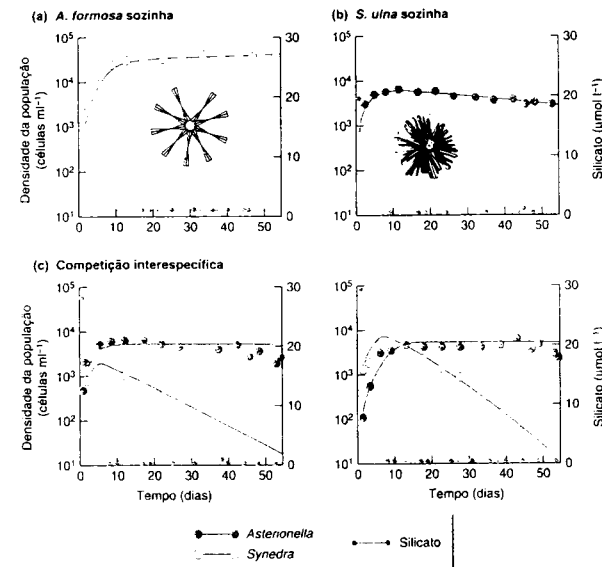



FIGURA 8.5 Competição entre diatomáceas. (a) Quando cultivada isoladamente em um meio de cultura, *Asterionella formosa* estabelece uma população estável e mantém o recurso, o silicato, em um nível baixo constante. (b) Para *Synedra ulna* cultivada sozinha, observa-se o mesmo, mas o silicato é mantido em um nível mais baixo. (c) Quando cultivadas juntas, em duas réplicas, *S. ulna* leva *A. formosa* à extinção (segundo Tilman *et al.*, 1981).

uma explicação mais extensa. Como já vimos, quando duas espécies competem, os indivíduos de uma ou de ambas podem sofrer reduções de fecundidade e/ou sobrevivência. Os indivíduos mais ajustados de cada espécie podem ser aqueles que (em termos relativos) escapam da competição porque utilizam o hábitat de modo diferente do que fazem os indivíduos da outra espécie. A seleção natural favorecerá, então, tais indivíduos, e, por fim, a população pode ser constituída inteiramente por eles. As duas espécies evoluirão, tornando-se mais diferentes entre si do que eram anteriormente; elas competirão menos e, assim, terão mais probabilidade de coexistir.

A dificuldade de uma explicação desse tipo para os chapins é que não existem provas. Precisamos ter cautela ao examinar a expressão de Connell (1981), que invocou de modo tão crítico o "fantasma da competição passada", pois não podemos retroceder no tempo para comprovar se as espécies alguma vez competiram mais do que atualmente. Uma interpretação plausível é que, no curso de sua evolução, uma espécie tenha respondido à seleção natural de maneira distinta, mas inteiramente independente. Tratam-se de espécies diferentes que possuem características distintas. Porém, elas não competem nem nunca competiram; elas apenas são diferentes. Se tudo isso fosse verdadeiro, a coexistência dos chapins não teria nada a ver com competição. Mais uma vez alternativamente, pode ser que no passado a competição tenha eliminado várias outras espécies, deixando para trás apenas aquelas que são diferentes na sua utilização do hábitat: podemos ainda ver a mão do "fantasma da competição passada", mas atuando como uma força ecológica (eliminando espécies) e não como uma força evolutiva (modificando-as).

Portanto, o estudo dos chapins e as dificuldades que dele derivam ilustram dois pontos gerais importantes. O primeiro é que devemos dedicar uma atenção especial, e separada, aos efeitos ecológicos e evolutivos da competição interespecífica. Os efeitos ecológicos, de maneira geral, consistem na possibilidade de eliminação de espécies de um hábitat por competição de indivíduos de outras espécies ou, se as espécies competidoras coexistem, que os indivíduos de uma delas ao menos sofram reduções de sobrevivência e/ou fecundidade. Os efeitos evolutivos significam que as espécies diferem entre si mais do que fariam por outros motivos e, portanto, competem menos (ver Seção 8.9).

O segundo ponto, contudo, é que existem profundas dificuldades para invocar a competição como uma explicação para os padrões observados e especialmente invocá-la como uma explicação evolutiva. Como vimos com as espécies de *Vermivora*, uma manipulação experimental (p.ex., a eliminação de uma ou mais espécies) pode indicar a presença de competição no presente, se ela provocar um aumento da fecundidade, da sobrevivência ou da abundância da espécie remanescente. Todavia, os resultados negativos seriam igualmente compatíveis com a eliminação de espécies por competição no passado, com a evitação evolutiva de competição no passado e com a evolução independente de espécies não-competidoras. De fato, para muitos conjuntos de dados, não há métodos fáceis ou concordantes que permitam fazer distinção entre essas explicações (ver Capítulo 19). Assim, no restante deste capítulo (e no Capítulo 19), quando examinarmos os efeitos ecológicos e especialmente os efeitos evolutivos da competição, precisamos ser mais cautelosos do que de costume.

8.3.2 Competição de exploração, competição de interferência e alelopatia

Por ora, contudo, que outras características gerais emergem de nossos exemplos? Como com a competição intra-específica, pode-se estabelecer uma distinção básica entre competição de interferência e competição de exploração (embora em uma única interação possam ser encontrados elementos de ambas) (ver Seção 5.1.1). Na exploração, os indivíduos interagem entre si indiretamente, respondendo a um nível de recursos que foi reduzido pela atividade dos competidores. O trabalho sobre diatomáceas proporciona um exemplo claro disso. As cracas de Connell, ao contrário, fornecem um exemplo claro de competição de interferência. *B. balanoides*, em particular, interferiu direta e fisicamente na ocupação por *C. stellatus* do espaço limitado no substrato rochoso.

A interferência, por outro lado, nem sempre acontece de maneira tão direta. Entre as plantas, freqüentemente se diz que a interferência ocorre por meio da produção e liberação no ambiente de substâncias químicas tóxicas para outras espécies, mas não para os produtores (o que se conhece como alelopatia). Não há dúvida de que as substâncias químicas com tais propriedades podem ser extraídas de plantas, mas é difícil estabelecer um papel para elas na natureza ou que elas evoluíram *por causa* dos seus efeitos alelopáticos. Por exemplo, extratos de mais de 100 ervas daninhas comuns foram registrados como tendo potencial alelopático contra plantas de lavoura (Foy e Inderjit, 2001), mas os estudos geralmente envolveram bioensaios laboratoriais não-naturais, em vez de experimentos de campo realistas. De uma maneira semelhante, Vandermeest e colaboradores (2002) mostraram no laboratório que um extrato de folhas da castanheira americana (*Castanea dentata*) impediu a germinação de sementes de uma espécie de azaléia (*Rhododendron maximum*). A castanheira americana era uma das árvores mais comuns da floresta decídua no leste dos EUA, até ser devastada pela praga da castanheira (*Cryphonectria parasitica*). Vandermeest e colaboradores concluíram que a expansão de populações de azaléia durante o século XX pode ter sido devida tanto à cessação da influência alelopática da castanheira quanto à invasão de clareiras (mais comumente citada) após a ação da praga, da derrubada em larga escala e do fogo. No entanto, sua hipótese não pode ser testada. Entre os girinos de espécies competidoras, igualmente certos produtos inibidores transportados pela água têm sido implicados como um meio de interferência (talvez o caso mais estável seja o de uma alga produzida nas fezes de uma rã comum [*Rana temporaria*], que inibe o sapo aranzeiro [*Bufo calamita*] Beebee, 1991; Griffiths *et al.*, 1993]), mas aqui mais uma vez não está clara sua importância na natureza (Petranka, 1989). Naturalmente, a produção, por fungos e bactérias, de substâncias químicas que inibem o crescimento de microrganismos potencialmente competidores é muito reconhecida – e explorada na seleção e produção de antibióticos.

8.3.3 Competições simétrica e assimétrica

A competição interespecífica (como a competição intra-específica) é muitas vezes altamente assimétrica – as conseqüências não são as mesmas para ambas as espécies. No caso das cracas de Connell, por exemplo, *B. balanoides* excluiu *C. stellatus* da sua zona de sobreposição potencial, mas o efeito de *C. stellatus* sobre *B. balanoides* foi insignificante: *B. balanoides* ficou limitada pela sua própria sensibilidade à dessecação. Uma situação análoga é proporcionada por duas espécies de taboa em charcos de Michigan; *Typha latifolia* ocorre principalmente em águas mais rasas, enquanto *T. angustifolia* ocorrem em águas mais profundas. Quando cultivadas juntas (em simpatria) em lagos artificiais, as duas espécies refletem suas distribuições naturais, com *T. latifolia* ocupando principalmente zonas em profundidade entre 0 e 60 cm abaixo da superfície da água e *T. angustifolia* principalmente entre 60 e 90 cm (Grace e Wetzel, 1998). Quando crescem isoladamente (alopatria), a distribuição de *T. angustifolia* desloca-se marcadamente para águas mais rasas. *T. latifolia*, ao contrário, mostra apenas deslocamento pequeno para profundidades maiores na ausência de competição interespecífica.

De um ponto de vista mais amplo, parece que os casos altamente assimétricos de competição interespecífica (em que uma espécie é pouco afetada) em geral são mais numerosos do que os casos simétricos (p. ex., Keddy e Shipley, 1989). Contudo, o ponto mais importante é que existe um *continuum* que vai desde os casos de competição perfeitamente simétrica até os casos de competição fortemente bastante assimétrica. A competição assimétrica resulta da capacidade diferencial de espécies em ocupar posições mais altas em uma hierarquia competitiva. Em plantas, por exemplo, isso pode resultar de diferenças em altura, com uma espécie sendo capaz de sobrepujar completamente uma outra e ter acesso à luz (Freckleton e Watkinson, 2001). Em uma linha similar, Desfuli e colaboradores (2002) argumentaram que pode ser esperada competição assimétrica entre espécies de parasitos que ocupam posições seqüenciais no sistema digestório do seu hospedeiro, com um parasito de estômago reduzindo os recursos e influenciando adversamente um parasito intestinal localizado a jusante, mas não vice-versa. A competição assimétrica é especialmente provável onde há uma diferença muito grande de tamanho entre as espécies competidoras. Experimentos sobre exclusão recíproca têm revelado que os ungulados pastejadores (a ovelha doméstica e o cabrito-montês espanhol [*Capra pyrenaica*]) reduzem a abundância do besouro herbívoro *Timarcha lugens* em vegetação arbustiva, na Espanha, por competição de exploração (e em parte por predação incidental). Contudo, não há efeito de exclusão dos besouros sobre o desempenho dos ungulados (Gomez e Gonzales-Megias, 2002).

8.3.4 A competição por um recurso pode influenciar a competição por um outro

Por fim, é importante ressaltar que a competição por um recurso muitas vezes afeta a capacidade de um organismo para explorar um outro recurso. Buss (1979), por exemplo, mostrou que nas interações entre espécies de briozoários (animais coloniais, modulares) parece haver uma interdependência entre competição por espaço e por alimento. Quando uma colônia de uma espécie entra em contato com uma colônia de uma outra espécie, ela interfere nas correntes alimentares autogeradas das quais dependem os briozoários (a competição por espaço afeta a alimentação). Porém, uma colônia com escassez de alimento, por sua vez, terá uma capacidade muito menor de competir por espaço (por meio do crescimento por sobreposição).

Entre as plantas com raízes, podem ser encontrados exemplos comparáveis. Se uma espécie invade a copa de outra e a priva de luz, a espécie suprimida sofrerá diretamente a redução da energia luminosa que obtém, o que reduzirá também a taxa de crescimento de suas raízes; portanto, ela será menos capaz de explorar o suprimento de água e nutrientes do solo. Isto, por sua vez, reduzirá a taxa de crescimento de suas folhas e caules. Assim, quando as espécies vegetais competem, as repercussões fluem em ambos os sentidos, entre as raízes e as partes aéreas (Wilson, 1988a). Diversos pesquisadores têm tentado separar os efeitos da competição da copa e da competição das raízes, mediante um delineamento experimental em que duas espécies são cultivadas: i) separadamente; (ii) juntas; (iii) no mesmo solo, mas com suas partes aéreas separadas; (iv) em solos separados, mas com as partes aéreas juntas. Um exemplo disso é um estudo com o milho (*Zea mays*) e a ervilha (*Pisum sativum*) (Semere e Froud-Williams, 2001). Em competição total, com raízes e partes aéreas entremeando-se, a produção de biomassa (matéria seca por planta, 46 dias após a semeadura) do milho e da ervilha diminuiu, respectivamente, em 59 e 53 % em relação à biomassa "controle", em que as plantas foram cultivadas isoladamente. Quando apenas as raízes estavam entremeadas, a produção de biomassa da ervilha foi reduzida a 57% do valor-controle, mas quando somente as partes aéreas se entremeavam, a produção de biomassa representou 90% do controle (Figura 8.6). Esses resultados indicam, portanto, que os recursos do solo (nutrientes minerais e água) foram mais limi-

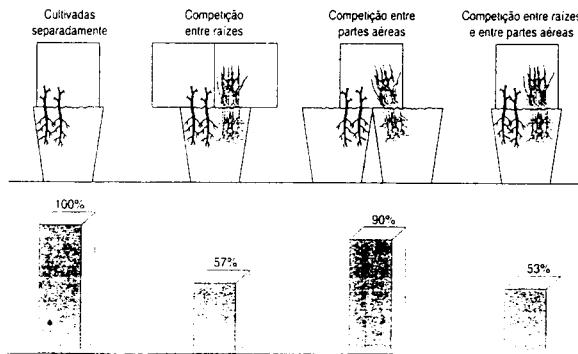



FIGURA 8.6 Competição de raízes e de partes aéreas entre indivíduos de milho e ervilha. Acima estão as plantas experimentais utilizadas, abaixo estão os pesos secos de indivíduos de ervilha após 46 dias, em porcentagem daqueles alcançados por plantas crescendo separadamente (dados de Semere e Froud-Williams, 2001).

tantes do que a luz, um achado comum na literatura (Snaydon, 1996). Eles também apóiam a idéia de que as competições entre raízes e entre partes aéreas se combinam na geração de um efeito geral, em que a redução total na biomassa vegetal (em 53%) ficou próxima ao produto das reduções de apenas raízes e apenas parte aérea (90% de 57% é 51,3%).

8.4 Exclusão competitiva ou coexistência?

Os resultados de experimentos como os descritos neste capítulo manifestam uma questão crítica do estudo dos efeitos ecológicos da competição interespecífica: quais são as condições gerais que permitem a coexistência de competidores e que circunstâncias levam à exclusão competitiva? Os modelos matemáticos têm propiciado uma visão perspicaz a respeito.

8.4.1 O modelo logístico da competição interespecífica

O modelo de "Lotka-Volterra" da competição interespecífica (Volterra, 1926; Lotka, 1932) é uma extensão da equação logística descrita na Seção 5.9. Como tal, ele incorpora todas as deficiências da logística, mas permite construir um modelo útil que traz um esclarecimento sobre os fatores que determinam o resultado de uma interação competitiva.

A equação logística:

$$\frac{dN}{dt} = rN\left(\frac{K - N}{K}\right) \tag{8.1}$$

contém, entre parênteses, um termo responsável pela incorporação da competição intra-específica. A base do modelo de Lotka-Volterra consiste na substituição deste termo por outro que incorpora tanto a competição intra-específica quanto a interespecífica.

O tamanho da população de uma espécie pode ser indicado por N_1, e o de uma segunda espécie, por N_2. Suas capacidades de suporte e suas taxas intrínsecas de aumento são K_1, $K2$, r_1 e r_2, respectivamente.

o coeficiente de competição

Suponha que 10 indivíduos da espécie 2 exerçam, entre eles, o mesmo efeito competitivo inibidor sobre a espécie 1 que o de um único indivíduo da espécie 1. O efeito competitivo total sobre a espécie 1 (intra-específico e interespecífico) será então equivalente ao efeito de $(N_1 + N_2/10)$ indivíduos da espécie 1. A constante (nesse caso, 1/10) é chamada de coeficiente de competição e é simbolizada por α_{12}. Ela mede o efeito competitivo *per capita* da espécie 2 sobre a espécie 1. Assim, ao multiplicar N_2 por α_{12}, o converte em um número de "equivalentes de N_1". (Observe que $\alpha_{12} < 1$ significa que os indivíduos da espécie 2 têm um efeito inibidor menor sobre os indivíduos da espécie 1 do que o de indivíduos da espécie 1 sobre outros indivíduos de sua própria espécie, enquanto $\alpha_{12} > 1$ significa que os indivíduos da espécie 2 exercem um efeito inibidor maior sobre os indivíduos da espécie 1 do que têm os indivíduos da espécie 1 sobre si mesmos.)

modelo de Lotka-Volterra: um modelo logístico para duas espécies

O elemento crucial do modelo é a substituição de N_1, no parênteses da equação logística, por um termo que signifique "N_1, mais equivalentes de N_1", isto é:

$$\frac{dN_1}{dt} = r_1N_1\frac{(K_1 - [N_1 + \alpha_{12}N_2])}{K_1} \tag{8.2}$$

ou

$$\frac{dN_1}{dt} = r_1N_1\frac{(K_1 - N_1 - \alpha_{12}N_2)}{K_1} \tag{8.3}$$

e no caso da segunda espécie:

$$\frac{dN_2}{dt} = r_2N_2\frac{(K_2 - N_2 - \alpha_{21}N_1)}{K_2} \tag{8.4}$$

Estas duas equações constituem o modelo de Lotka-Volterra.

o comportamento do modelo de Lotka-Volterra é investigado utilizando isolinhas zero

Para apreciar as propriedades desse modelo, devemos formular a seguinte pergunta: quando (em que circunstâncias) aumenta e diminui a abundância de cada espécie? Para respondê-la, é necessário construir diagramas em que se possam mostrar todas as combinações possíveis da abundância das espécies 1 e 2 (ou seja, todas as combinações possíveis de N_1 e N_2). Nesses diagramas (Figuras 8.7 e 8.9), N_1 será registrado no eixo horizontal, e N_2, no eixo vertical, de tal modo que os números baixos de ambas as espécies ficam para a parte inferior à esquerda, e os números altos de ambas as espécies, para a parte superior à direita, e assim por diante. Certas combinações de N_1 e N_2 originarão aumentos da espécie 1 e/ou da espécie 2, enquanto outras combinações provocarão diminuições da espécie 1 e/ou da espécie 2. É importante observar que, por isso, deve haver também "isolinhas zero" para cada espécie (linhas ao longo das quais não ocorre nem aumento nem diminuição), que separam as combinações que levam a um aumento daquelas que levam a uma diminuição. Além disso, se a isolinha zero é desenhada em primeiro lugar, existirão combinações que levam a um aumento em um lado da linha e combinações que produzem uma diminuição no outro lado dela.

Para desenhar uma isolinha zero para a espécie 1, podemos usar o fato de que sobre a isolinha zero $dN_1/dt = 0$ (por definição), isto é (segundo a Equação 8.3):

$$r_1N_1\,(K_1 - N_1 - \alpha_{21}\,N_2) = 0. \tag{8.5}$$

Isso é verdadeiro quando a taxa intrínseca de aumento (r_1) é zero e quando o tamanho da população (N_1) é zero, mas

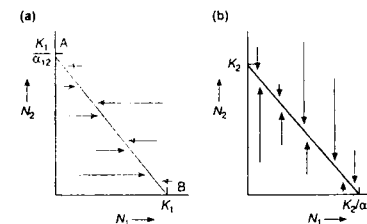



FIGURA 8.7 Isolinhas zero geradas pelas equações para a competição do modelo de Lotka-Volterra. (a) Isolinha zero para N_1: a espécie 1 aumenta abaixo e à esquerda da isolinha e diminui acima e à direita dela. (b) Isolinha zero equivalente para N_2.

– muito mais importante neste contexto – também é verdadeiro quando:

$$K_1 - N_1 - \alpha_{21}\,N_2 = 0 \tag{8.6}$$

que pode ser rearranjada como:

$$N_1 = K_1 - \alpha_{21}\,N_2 \tag{8.7}$$

Em outras palavras, em qualquer ponto da linha reta que esta equação representa, $dN_1/dt = 0$. A linha, por isso, é a isolinha zero para a espécie 1, e, como se trata de uma linha reta, ela pode ser traçada encontrando dois de seus pontos e unindo-os. Assim, na equação 8.7, quando:

$$N_1 = 0,\quad N_2 = \frac{K_1}{\alpha_{12}}\ \text{(ponto A, Figura 8.7a)} \tag{8.8}$$

e quando:

$$N_2 = 0,\quad N_1 = K\ \text{(ponto B, Figura 8.7a)} \tag{8.9}$$

e a união desses dois pontos origina a isolinha zero para a espécie 1. Abaixo e à esquerda dela, o número de indivíduos de ambas as espécies é relativamente baixo, e a espécie 1, sujeita a uma competição apenas fraca, aumenta sua abundância (as setas na figura, representando esse aumento, se dirigem da esquerda para a direita, uma vez que N_1 está no eixo horizontal). Acima e à direita da linha, o número de indivíduos é alto, a competição é forte e diminui a abundância da espécie 1 (setas da direita para a esquerda). Com base em uma derivação equivalente, a Figura 8.7b mostra combinações que levam a um aumento e a uma redução da espécie 2, separadas pela isolinha zero da espécie 2, com as setas em sentido vertical, igual ao eixo de N_2.

Por fim, com objetivo de determinar o resultado da competição nesse modelo, é necessário fundir os gráficos a e b da Figura 8.7, permitindo predizer o comportamento de uma população mista. Para isso, deve-se observar que as setas da Figura 8.7 são na realidade vetores – com uma intensidade, além de uma direção – e que para determinar o comportamento de uma população mista de N_1 e N_2, devem ser aplicadas as regras normais da adição de vetores (Figura 8.8).

existem quatro maneiras de ordenar as duas isolinhas zero

A Figura 8.9 mostra que, de fato, existem quatro maneiras diferentes de ordenar as duas isolinhas zero, uma em relação à outra, e que o resultado da competição será distinto em cada caso. Os diferentes casos podem ser definidos e distinguidos pelas intersecções das isolinhas zero. Na Figura 8.9a, por exemplo:

$$\frac{K_1}{\alpha_{12}} > K_2 \quad \text{e} \quad K_1 > \frac{K_2}{\alpha_{21}} \tag{8.10}$$

isto é:

$$K_1 > K_2\,\alpha_{12} \quad \text{e} \quad K_1\,\alpha_{21} > K_2 \tag{8.11}$$

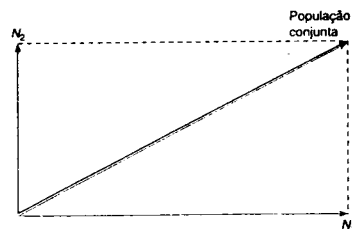



FIGURA 8.8 Soma vetorial. Quando as espécies 1 e 2 aumentam da maneira indicada pelas setas N_1 e N_2 (vetores), o aumento da população conjunta é determinado pelo vetor ao longo da diagonal do retângulo, gerado por vetores N_1 e N_2.

Os competidores interespecíficos fortes eliminam os competidores interespecíficos fracos

A primeira desigualdade ($K_1 > K_2\,\alpha_{12}$) indica que os efeitos inibidores intraespecíficos que a espécie 1 pode exercer sobre si mesma são maiores que os efeitos interespecíficos que a espécie 2 pode exercer sobre a espécie 1. A segunda desigualdade, contudo, indica que a espécie 1 pode exercer um efeito maior sobre a espécie 2 do que a espécie 2 sobre si mesma. Assim, a espécie 1 é uma competidora interespecífica forte, enquanto a espécie 2 é uma competidora interespecífica fraca, e, como mostram os vetores da Figura 8.9a, a espécie 1 conduz a espécie 2 à extinção e alcança sua própria capacidade de suporte. A situação é invertida na Figura 8.8b. Portanto, a Figura 8.9a e b descreve casos em que o ambiente é tal que uma espécie invariavelmente elimina a outra por competição.

Na Figura 8.9c:

$$K_2 > \frac{K_1}{\alpha_{12}} \quad \text{e} \quad K_1 > \frac{K_2}{\alpha_{21}} \tag{8.12}$$

isto é:

$$K_2\,\alpha_{12} > K_1 \quad \text{e} \quad K_1\,\alpha_{21} > K_2. \tag{8.13}$$

Quando a competição interespecífica é mais importante do que a intraespecífica, o resultado depende das densidades das espécies

Assim, os indivíduos de ambas as espécies são competidores mais fortes sobre os indivíduos da outra espécie do que sobre si mesmos. Isso ocorre, por exemplo, quando cada espécie produz uma substância tóxica para a outra espécie, mas inofensiva para si própria, ou quando cada espécie é mais agressiva frente aos indivíduos da outra espécie. Conforme mostra a figura, a conseqüência é uma combinação de N_1 e N_2 em equilíbrio estável (onde as isolinhas se cruzam) e dois pontos estáveis. No primeiro desses pontos estáveis, a espécie 1 alcança sua capacidade de suporte com a extinção da espécie 2; já no segundo ponto, a espécie 2 alcança sua capacidade de suporte com a extinção da espécie 1. Na verdade, a chegada a um desses dois resultados é determinada pelas densidades iniciais: a espécie inicialmente em vantagem conduzirá a outra espécie à extinção.

FIGURA 8.9 Resultados da competição gerada pelas equações de competição de Lotka-Volterra para as quatro possíveis disposições das isolinhas zero de N_1 e N_2. Em geral, os vetores se referem às populações conjuntas e são obtidos conforme o indicado em (a). Os círculos cheios indicam pontos de equilíbrio estável. O círculo vazio em (c) é um ponto de equilíbrio instável. Para mais detalhes, ver o texto.

Finalmente, na Figura 8.9d:

$$\frac{K_1}{\alpha_{12}} > K_2 \quad \text{e} \quad \frac{K_2}{\alpha_{21}} > K_1 \tag{8.14}$$

ou seja:

$$K_1 > K_2\,\alpha_{12} \quad \text{e} \quad K_2 > K_1\,\alpha_{21} \tag{8.15}$$

Quando a competição interespecífica é menos importante do que a intraespecífica, as duas espécies coexistem

Neste caso, ambas as espécies exercem um efeito competitivo menor sobre a outra espécie do que sobre elas mesmas. O resultado, como mostra a Figura 8.9d, é uma combinação das duas espécies em equilíbrio estável, à qual tendem a se aproximar todas as populações mistas.

Por isso, de modo geral, o modelo de Lotka-Volterra da competição interespecífica é capaz de gerar uma gama de resultados possíveis: a exclusão previsível de uma espécie por outra, a exclusão dependente das densidades iniciais e a coexistência estável. Cada uma dessas possibilidades será discutida sucessivamente, junto com os resultados das investigações de campo e de laboratório. Veremos que os três resultados do modelo correspondem às circunstâncias biologicamente razoáveis. Portanto, apesar de sua simplicidade e de sua incapacidade de refletir muitas das complexidades da dinâmica da competição no mundo real, o modelo serve como um propósito útil.

Ks, αs e rs

Contudo, antes de seguir adiante, devemos destacar uma deficiência particular do modelo de Lotka-Volterra. O resultado da competição no modelo depende de Ks e αs, mas não de rs, as taxas intrínsecas de aumento. Estas determinam a velocidade com que o resultado é alcançado, mas não o resultado em si mesmo. Contudo, essa parece ser uma circunstância específica da competição unicamente entre duas espécies, uma vez que nos modelos de competição entre três ou mais espécies, o resultado depende das combinações de Ks, αs e rs (Strobeck, 1973).

8.4.2 O princípio da exclusão competitiva

nichos fundamentais e nichos efetivos

A Figura 8.9a e b descreve casos em que um competidor interespecífico forte elimina invariavelmente um competidor interespecífico fraco. É importante considerar essa situação do ponto de vista da teoria do nicho (ver Seções 2.2. e 3.8). Lembre-se que o nicho de uma espécie na ausência de competição de outras espécies é seu nicho *fundamental* (definido pela combinação de condições e recursos que permite que a espécie mantenha uma população viável). Contudo, na presença de competidores, a espécie pode ficar limitada a um nicho *efetivo*, cuja natureza exata é determinada pelo tipo de espécies competidoras presentes nele. Essa distinção realça que a competição interespecífica reduz a fecundidade e a sobrevivência, e que é possível haver partes do nicho fundamental de uma espécie em que ela já não consegue sobreviver e reproduzir-se com êxito, como resultado da competição interespecífica. Estas partes de seu nicho fundamental faltam em seu nicho efetivo. Assim, retornando à Figura 8.9a e b, podemos dizer que o competidor interespecífico fraco carece de um nicho efetivo, quando em competição com o competidor mais forte. Os exemplos reais de competição interespecífica estudados anteriormente podem ser reexaminados agora em termos de nichos.

os competidores que coexistem muitas vezes exibem uma diferenciação de seus nichos efetivos

No caso das espécies de diatomáceas, os nichos fundamentais de ambas foram providos por condições de laboratório (ambas as espécies se desenvolveram quando cultivadas separadamente). Porém, quando as duas espécies competiam, *Synedra ulna* dispunha de um nicho efetivo e *Asterionella formosa* não: houve exclusão competitiva de *A. formosa*. O mesmo resultado foi registrado por Gause, quando *P. aurelia* e *P. caudatum* competiam; *P. caudatum* carecia de um nicho realizado e foi excluída competitivamente por *P. aurelia*. Por outro lado, quando *P. caudatum* e *P. bursaria* competiam, ambas as espécies tinham um nicho efetivo, mas esses nichos eram visivelmente diferentes: *P. caudatum* vivia e se alimentava de bactérias no meio de cultura, e *P. bursaria* se concentrava nas células de levedura no fundo do tubo. Portanto, a coexistência estava associada a uma diferenciação dos nichos efetivos ou a uma "partição" de recursos.

Nos experimentos com *Galium*, os nichos fundamentais de ambas as espécies incluíam solos ácidos e solos calcários. Contudo, na competição entre elas, o nicho efetivo de *G. hercynicum* era restrito a solos ácidos, enquanto o de *G. pumilum* se limitava a solos calcários – uma exclusão competitiva recíproca. Nenhum dos hábitats permitiu uma diferenciação dos nichos e fomentou a coexistência.

Entre os salmonídeos de Taniguchi e Nakano, os nichos fundamentais de cada espécie se estenderam por uma gama ampla de altitudes (e temperaturas), mas ambas ficaram restritas a um nicho efetivo menor (*Salvelinus malma* em altitudes maiores e *S. leucomaenis* em altitudes menores).

De modo análogo, entre as cracas de Connell, o nicho fundamental de *Chthamalus stellatus* baixou até a zona de *Balanus balanoides*, mas a competição de *B. balanoides* restringiu *C. stellatus* a um nicho efetivo na parte superior do costão. Em outras palavras, *B. balanoides* excluiu competitivamente *C. stellatus* das zonas inferiores, mas para a própria *B. balanoides*

nem sequer o seu nicho fundamental se estendeu até a zona de *C. stellatus*: sua sensibilidade à dessecação a impediu de sobreviver, mesmo na ausência de *C. stellatus*. Portanto, de maneira geral, a coexistência dessas duas espécies estava também associada à diferenciação dos nichos efetivos.

o Princípio da Exclusão Competitiva

O padrão que surge desses exemplos tem sido descoberto em muitos outros e foi elevado à categoria de princípio: o "Princípio da Exclusão Competitiva" ou "Princípio de Gause". Ele pode ser expresso da seguinte maneira: se duas espécies competidoras coexistem em um ambiente estável, elas assim procedem como resultado da diferenciação dos nichos, isto é, da diferenciação de seus nichos efetivos. Contudo, se não houver diferenciação ou se o hábitat a impede, uma das espécies competidoras eliminará ou excluirá a outra. Portanto, a exclusão ocorre quando o nicho efetivo do competidor superior preenche por completo aquelas partes do nicho fundamental do competidor inferior que são fornecidas pelo hábitat.

Quando há coexistência de competidores, a diferenciação de nichos efetivos é às vezes considerada como fruto da competição atual (um efeito "ecológico"), como no caso das cracas. Contudo, freqüentemente acredita-se que a diferenciação do nicho surgiu como conseqüência da eliminação no passado das espécies sem nichos efetivos (deixando apenas aquelas espécies que exibem diferenciação do nicho – um outro efeito ecológico) ou como um efeito *evolutivo* da competição. Em qualquer destes casos, a competição presente pode ser desprezível ou ao menos impossível de detectar. Consideremos, mais uma vez, a coexistência dos chapins. As espécies coexistiam e exibiam diferenciação de seus nichos efetivos. Porém, não sabemos se elas atualmente competem, ou se alguma vez competiram, ou se outras espécies foram excluídas competitivamente no passado. É impossível dizer com certeza se o Princípio da Exclusão Competitiva foi pertinente. Se as espécies de fato competem atualmente, ou se outras espécies estão sendo ou foram excluídas competitivamente, então o Princípio é pertinente no sentido mais estrito. Se elas competiram apenas no passado, e tal competição levou à diferenciação do seu nicho, então o Princípio é pertinente, mas apenas se a coexistência de "competidoras" se aplica por extensão à coexistência de "espécies que são ou *foram alguma vez* competidoras". Se as espécies nunca competiram, então o Princípio é totalmente impertinente. Fica claro que a competição interespecífica não pode ser estudada pela mera documentação das diferenças interespecíficas atuais.

Por outro lado, no estudo das aves do gênero *Vermivora* realizado por Martin e Martin, as duas espécies competiam e coexistiam, e o Princípio da Exclusão Competitiva sugeriria que isso era o resultado da diferenciação de nichos. Porém, ainda que pareça razoável, tal diferenciação não foi comprovada, pois ela não foi observada nem demonstrou ser efetiva. Desse modo, quando dois competidores coexistem, é muitas vezes difícil confirmar com exatidão que há diferenciação de nichos, e, o que é pior, é impossível comprovar que não há. Não encontrar tal diferenciação poderá significar apenas que o lugar observado ou o procedimento estavam errados. Evidentemente, é possível a ocorrência de problemas metodológicos bastante reais para estabelecer a pertinência do Princípio da Exclusão Competitiva em qualquer caso em particular.

O Princípio da Exclusão Competitiva se tornou amplamente aceito porque: (i) há muito boas evidências em seu favor; (ii) parece intuitivamente lógico; (iii) existem fundamentos teóricos que lhe dão credibilidade (o modelo de Lotka-Volterra). Todavia, sempre surgirão casos em que ele não pode ser estabelecido positivamente; e como na Seção 8.5, existem muitos outros casos em que ele simplesmente não se aplica. Resumidamente, a competição interespecífica é um processo com freqüência associado, ecologica e evolutivamente, a um padrão particular (diferenciação de nichos), mas a competição interespecífica e a diferenciação de nichos (o processo e o padrão) não são ligados de forma insolúvel. A diferenciação de nichos pode surgir por meio de outros processos, e a competição interespecífica não necessariamente leva à diferenciação de nichos.

8.4.3 Antagonismo mútuo

A Figura 8.9c, derivada do modelo de Lotka-Volterra, descreve uma situação em que a competição interespecífica é, para ambas as espécies, uma força mais poderosa do que a competição intra-específica. Essa situação é conhecida como antagonismo mútuo.

Um exemplo extremo de uma situação desse tipo é proporcionado pelo trabalho com duas espécies de besouro da farinha: *Tribolium confusum* e *T. castaneum* (Park, 1962). Os experimentos que Park realizou nas décadas de 1940, 1950 e 1960 estão entre os que exerceram a maior influência na concepção de idéias sobre a competição interespecífica. Ele criou os besouros em recipientes simples contendo farinha, os quais forneciam nichos fundamentais e muitas vezes, também, nichos efetivos para os ovos, larvas, pupas e adultos de ambas as espécies. Certamente houve exploração de recursos comuns pelas duas espécies; mas, além disso, os besouros se devoravam uns aos outros. As larvas e os adultos comiam ovos e pupas, com comportamento de canibalismo sobre a própria espécie e atacando também a outra espécie e sua progênie, conforme resumo na Tabela 8.1. O ponto a destacar é que, de maneira geral, os besouros de ambas as espécies comiam mais indivíduos da outra espécie do que da sua própria. Assim, um mecanismo crucial da interação dessas espécies competidoras foi a predação recíproca (isto é, antagonismo mútuo), e é fácil perceber que ambas estavam mais afetadas pela predação interespecífica do que pela intra-específica.

TABELA 8.1 Predação recíproca (uma forma de antagonismo mútuo) entre duas espécies de besouro da farinha, *Tribolium confusum* e *T. castaneum*. Os adultos e as larvas comem ovos e pupas. Em cada caso, e de maneira geral, é indicada a preferência de cada espécie por indivíduos de sua própria espécie ou da outra espécie. A predação interespecífica é mais acentuada do que a predação intra-específica (segundo Park *et al.*, 1965)

	"Predador"	"Mostra preferência por..."
Adultos que comem ovos	*T. confusum*	*T. confusum*
	T. castaneum	*T. confusum*
Adultos que comem pupas	*T. confusum*	*T. castaneum*
	T. castaneum	*T. confusum*
Larvas que comem ovos	*T. confusum*	*T. castaneum*
	T. castaneum	*T. casteneum*
Larvas que comem pupas	*T. confusum*	*T. castaneum*
	T. castaneum	*T. confusum*
Em geral	*T. confusum*	*T. castaneum*
	T. castaneum	*T. confusum*

O modelo de Lotka-Volterra mostrado na Figura 8.9c sugere que as conseqüências do antagonismo mútuo são essencialmente iguais, seja qual for seu mecanismo exato. Uma vez que as espécies são mais afetadas pela competição interespecífica do que pela intra-específica, o resultado é muito dependente das abundâncias relativas das espécies competidoras. A pequena agressão intra-específica revelada por uma espécie rara exerce um efeito relativamente reduzido sobre um competidor abundante, mas a grande agressão mostrada por uma espécie abundante pode provocar facilmente a extinção local de uma espécie rara. Além disso, se as abundâncias estão equilibradas, uma mudança pequena da abundância relativa será suficiente para transferir a vantagem de uma espécie para a outra. O resultado da competição será então imprevisível – qualquer espécie poderia excluir a outra, dependendo das densidades que apresentam no começo ou que alcançam. A Tabela 8.2 mostra que este é precisamente o caso dos besouros da farinha do estudo de Park. Houve sempre um único vencedor, e o equilíbrio entre as espécies mudou com as condições climáticas. Contudo, em todos os climas intermediários, *o resultado era provável, e não definido*. Mesmo o competidor inerentemente inferior alcançava algumas vezes uma densidade na qual poderia excluir competitivamente a outra espécie.

8.5 Heterogeneidade, colonização e competição de apropriação

Neste ponto é necessário emitir uma nota de advertência. Até agora, neste capítulo, admitiu-se que o ambiente é suficientemente constante para que o resultado da competição seja determinado pelas capacidades competitivas das espécies competidoras. Contudo, na realidade, tais situações não são universais.

TABELA 8.2 Competição entre *Tribolium confusum* e *T. castaneum* em uma gama de climas. Uma espécie é sempre eliminada, e o clima altera o resultado, mas em climas intermediários o resultado é provável, e não definido (segundo Par, 1954)

	Porcentagem de vencedores	
Clima	*T. confusum*	*T. castaneum*
Quente-úmido	0	100
Temperado-úmido	14	86
Frio-úmido	71	29
Quente-úmido	90	10
Temperado-seco	87	13
Frio-seco	100	0

Os ambientes em geral são um mosaico de hábitats favoráveis e desfavoráveis; as manchas do mosaico com freqüência só estão disponíveis temporariamente e costumam aparecer em momentos e locais imprevisíveis. Mesmo quando ocorre competição interespecífica, ela nem sempre continua até a conclusão. Os sistemas não alcançam necessariamente o equilíbrio, e os competidores superiores nem sempre dispõem de tempo para excluir os competidores inferiores. Assim, uma compreensão da competição interespecífica por si só nem sempre é suficiente. Muitas vezes, é necessário considerar também como a competição interespecífica é influenciada por, e interage com, ambiente inconstante ou imprevisível. Dito de outra maneira: *K*s e αs sozinhos podem determinar um equilíbrio, mas na natureza os equilíbrios freqüentemente não são alcançados. Assim, a velocidade com que um equilíbrio é alcançado torna-se importante. Ou seja, como já observamos em outro contexto, na Seção 8.4.1, não só *K*s e αs são importantes, mas *r*s igualmente desempenha sua parte.

8.5.1 Clareiras imprevisíveis: o pior competidor e o melhor colonizador

As "clareiras" de espaços desocupados ocorrem de maneira imprevisível em muitos ambientes. Incêndios, deslizamentos de terra e raios podem criar clareiras em áreas florestadas; tormentas marinhas podem criar clareiras em zonas costeiras; e os predadores vorazes podem criar clareiras em todas as partes. Invariavelmente, essas clareiras são recolonizadas. Porém, a primeira espécie a colonizá-las não é necessariamente a mais capacitada para excluir as outras espécies a longo-prazo. Assim, desde que as clareiras sejam criadas com a freqüência apropriada, é possível a coexistência de uma espécie "fugitiva" com uma espécie altamente competitiva. A espécie fugitiva tende a ser a primeira a colonizar as clareiras; ela se estabelece e se reproduz. A outra espécie costuma ser mais lenta para invadir as clareiras, mas, uma vez tendo começado a fazê-lo, compete e finalmente exclui da área em questão a espécie fugitiva.

O esboço traçado tomou corpo quantitativo em um modelo de simulação em que a espécie "fugitiva" é uma planta anual e o competidor superior é uma planta perene (Crawley e May, 1987). O modelo é um

dos que, em número crescente, combinam as dinâmicas temporal e espacial em que as interações ocorrem dentro de células individuais de um retículo bidimensional, mas também com movimentos entre elas (ver também Inghe, 1989; Dytham, 1994; Bolker *et al.*, 2003). Nesse modelo, cada uma das células pode se encontrar vazia ou ocupada por um único indivíduo da espécie anual ou por um único rameta da espécie perene. Em cada "geração", a planta perene pode invadir as células adjacentes àquelas que já ocupa mesmo se elas estiverem ocupadas por uma planta anual (um reflexo da superioridade competitiva da planta perene) –, mas os rametas individuais da planta perene também podem morrer. Contudo, a espécie anual pode colonizar qualquer célula vazia, o que é feito por meio do depósito de "sementes" dispersadas ao acaso, cuja quantidade reflete a abundância da espécie anual. Sem levarmos em conta os detalhes, a espécie anual pode coexistir com a sua competidora superior, desde que o produto (cE^*) da fecundidade da planta anual (c) e a proporção no equilíbrio de células vazias (E^*) seja suficientemente grande (Figura 8.10), isto é, contanto que a espécie anual seja uma colonizadora suficientemente capaz e que existam oportunidades suficientes para a colonização. De fato, quanto maior for cE^*, mais o balanço no equilíbrio misto se desloca em favor da espécie anual (Figura 8.10).

Um exemplo disso é proporcionado pela coexistência da alga parda *Postelsia palmaeformis* e do mexilhão *Mytilus californianus* na costa de Washington (Paine, 1979). *P. palmaeformis* é uma espécie anual que precisa reestabelecer-se a cada ano, para persistir em um determinado local. Para tanto, ela se fixa em uma rocha nua, em geral em clareiras no leito de mexilhões, criadas pela ação das ondas. Contudo, os próprios mexilhões lentamente acabam por ocupar esses espaços, preenchendo-os de modo gradual e impedindo a colonização por parte de *P. palmaeformis*. Paine verificou que essas espécies coexistiam apenas nos locais em que havia uma taxa média relativamente alta de formação de clareiras (cerca de 7% da área de superfície por ano) e onde esta taxa se mantinha quase a mesma a cada ano. Onde a taxa média era inferior, ou variava consideravelmente de ano para ano, constatava-se (de modo regular ou ocasional) uma falta de rocha nua para colonização. Isso levou à exclusão geral de *P. palmaeformis*. Por outro lado, embora *P. palmaeformis* fosse finalmente excluída de cada clareira, havia possibilidade de se estabelecer uma coexistência no local como um todo, se as clareiras fossem criadas com suficiente freqüência e regularidade.

8.5.2 Clareiras imprevisíveis: apropriação do espaço

Quando duas espécies competem em termos de igualdade, o resultado costuma ser previsível. Porém, na colonização de um espaço desocupado, a competição raramente é eqüitativa. É provável que os indivíduos de uma espécie cheguem ao espaço, ou nele germinem a partir do banco de sementes, antes dos indivíduos de outra espécie. Esse fato, por si só, pode ser suficiente para deslocar o equilíbrio competitivo em favor da primeira espécie. Se a apropriação do espaço for feita por espécies diferentes em clareiras diferentes, a coexistência é possível, mesmo quando uma espécie sempre exclui a outra em competição "em termos de igualdade".

FIGURA 8.10 Em um retículo espacial, uma planta anual fugitiva típica pode coexistir com uma planta perene competitivamente superior, sempre que $cE^* > 1$ (em que c representa a fecundidade da planta anual e E^* é a proporção, no equilíbrio, de células vazias no retículo). Para valores maiores, a fração de células ocupadas pela planta anual aumenta com cE^* (segundo Crawley e May, 1987).

A Figura 8.11, por exemplo, mostra os resultados de um experimento de competição entre as gramíneas anuais *Bromus madritensis* e *B. rigidus*, que ocorrem juntas em pastagens da Califórnia (Harper, 1961). Ao serem semeadas simultaneamente em uma mistura com proporções iguais, *B. rigidus* contribuiu muito mais à biomassa da população mista. Contudo, retardando a introdução de *B. rigidus* nas misturas, o equilíbrio se deslocou decisivamente em favor de *B. madritensis*. Portanto, é errôneo pensar que o resultado da competição é sempre determinado pelas capacidades competitivas inerentes das espécies envolvidas. Mesmo um competidor "inferior" pode excluir um competidor superior, se dispuser de uma vantagem inicial suficiente. Isso pode fomentar a coexistência, quando ocorre uma colonização repetida em um ambiente em modificação ou imprevisível.

8.5.3 Ambientes flutuantes

De fato, o balanço entre espécies competidoras pode ser deslocado repetidamente e, por isso, fomentar a coexistência, apenas como resultado de mudanças ambientais. Esse foi o argumento utilizado por Hutchinson (1961) para explicar o "paradoxo do plâncton", segundo o qual numerosas espécies de algas planctônicas com freqüência coexistem em ambientes simples com uma margem aparentemente pequena para a diferenciação de nichos. Hutchinson sugeriu que o ambiente, embora simples, estava mudando de maneira contínua, especialmente com um padrão sazonal. Assim, embora em um momento determinado o ambiente tendesse a promover a exclusão de certas espécies, ele poderia se alterar ou talvez até favorecer essas mesmas espécies antes da ocorrência da exclusão. Em outras palavras, o resultado de equilíbrio de uma interação competitiva pode não ser de importância suprema se o ambiente costuma mudar bastante antes que tal equilíbrio seja alcançado.

FIGURA 8.11 Efeito do tempo na competição. *Bromus rigidus* tem uma contribuição muito maior ao peso seco total por parcela, após 126 dias de crescimento, quando semeada simultaneamente com *B. madritensis*. Porém, como a introdução de *B. rigidus* é retardada, sua contribuição diminui. A produção total por parcela não foi afetada pelo retardo na introdução de *B. rigidus* (segundo Harper, 1961).

8.5.4 Manchas efêmeras com existências variáveis

Por sua própria natureza, muitos ambientes não são apenas variáveis, mas sim efêmeros. Entre os exemplos mais evidentes estão os corpos em decomposição (carniça), esterco, frutos e fungos putrefatos, bem como pequenos lagos temporários. Todavia, observe que igualmente uma folha e uma planta anual podem ser vistas como manchas efêmeras, em especial se são palatáveis para seu consumidor por um período limitado. Muitas vezes, essas manchas efêmeras têm uma existência variável – um pedaço de fruto e os insetos que a atacam, por exemplo, podem ser comidos a qualquer momento por uma ave. Nestes casos, é fácil imaginar a coexistência de duas espécies: um competidor superior e um competidor inferior que se reproduz mais cedo.

Um exemplo disso se refere a duas espécies de caracóis pulmonados que vivem em charcos no nordeste de Indiana, EUA. A alteração artificial da densidade de uma ou outra espécie no campo mostrou que a fecundidade de *Physa gyrina* diminuía significativamente pela competição interespecífica com *Lymnaea elodes*, mas o efeito não era recíproco. *L. elodes* era claramente o competidor superior quando a competição continuava durante o verão. Contudo, *P. gyrina* se reproduzia mais cedo e com menor tamanho do que *L. elodes*, e em diversos charcos que secavam no começo de julho era muitas vezes a única espécie que naquele momento já havia produzido ovos resistentes. Por isso, as espécies coexistiram na área como um todo, apesar da aparente inferioridade de *P. gyrina* (Brown, 1982). Entre rãs e sapos, por outro lado, os girinos de *Scaphiopus holbrooki*, competitivamente superiores, têm mais sucesso quando os charcos secam, porque apresentam períodos larvais mais curtos do que os competidores mais fracos, tal como *Hyla chrysoscelis* (Wilbur, 1987).

8.5.5 Distribuições agregadas

Uma rota mais sutil, mas de aplicação mais geral para a coexistência de um competidor superior e outro inferior em um recurso em mosaico e efêmero, baseia-se na hipótese de que duas espécies podem ter distribuições independentes e agregadas (isto é, agrupadas) sobre as manchas disponíveis. Isso significaria que os poderes do competidor superior seriam dirigidos principalmente contra os membros de sua própria espécie (nos grupos com densidade elevada), e que o competidor superior agregado não estaria presente em muitas manchas – nas quais o competidor inferior escaparia da competição. Um competidor inferior poderia, então, ser capaz de coexistir com um competidor superior que o excluiria rapidamente de um ambiente contínuo e homogêneo. Há vários modelos que comprovam tal fato (ver, por exemplo, Atkinson e Shorrocks, 1981; Kreitman *et al.*, 1992; Dieckmann *et al.*, 2000). Um modelo de simulação (Figura 8.12), por exemplo, mostra que a persistência de tal coexistência entre competidores aumenta com o grau de agregação (medida pelo parâmetro k da distribuição "binomial negativa"), até que, em níveis altos de agregação, a coexistência seja aparentemente permanente, embora isso nada tenha a ver com a diferenciação do nicho. Uma vez que muitas espécies apresentam distribuição agregada na natureza, esses resultados podem ser amplamente aplicáveis.

É importante observar, entretanto, que embora tal coexistência de competidores nada tenha a ver com a diferenciação do nicho, elas estão vinculadas por um tema comum – que a competição intraespecífica é mais freqüente e mais intensa do que a competição interespecífica. A diferenciação do nicho é um meio possível pelo qual isso pode ocorrer, mas as agregações temporárias podem originar o mesmo fenômeno – inclusive para o competidor inferior.

FIGURA 8.12 Quando duas espécies competem por um recurso distribuído de modo contínuo, uma excluiria a outra ao final de cerca de 10 gerações (conforme indicado pela seta). Contudo, quando estas mesmas espécies competem por um recurso em mosaico e efêmero, o número de gerações de coexistência aumenta com o grau de agregação dos competidores, medido pelo parâmetro *k* da distribuição "binomial negativa". Os valores superiores a 5 são distribuições efetivamente aleatórias; os valores inferiores a 5 representam distribuições progressivamente agregadas (segundo Atkinson e Shorrocks, 1981).

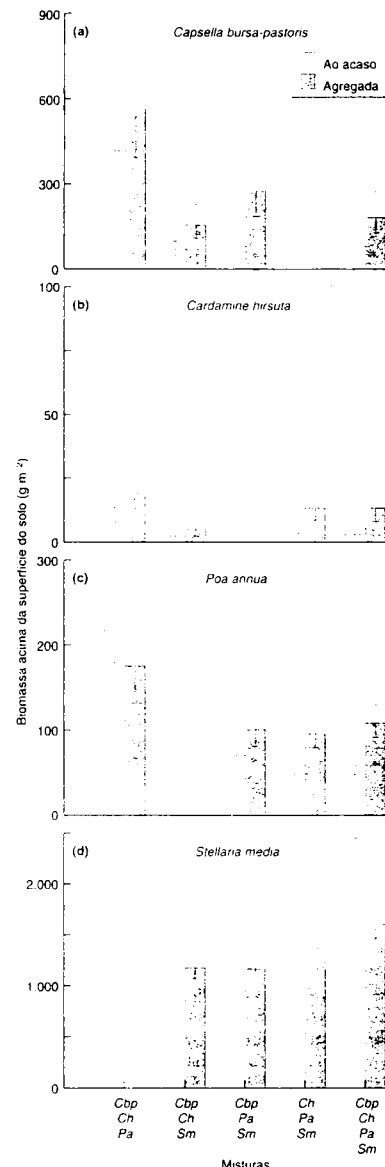
Contudo, na tentativa de justificar a aplicabilidade desses modelos ao mundo real, uma pergunta em especial precisa ser respondida: é realmente provável que duas espécies similares tenham distribuições independentes sobre as manchas de recursos disponíveis? Essa pergunta tem sido dirigida mediante o exame de um grande número de dados oriundos de estudos com dípteros, em especial moscas drosofilídeas – que ovopositam e desenvolvem larvas em manchas efêmeras (frutos, fungos, flores, etc.). De fato, há poucas evidências sobre a independência nas agregações de espécies coexistentes (Shorrocks *et al.*, 1990; ver também Worthen e McGuire, 1988). Contudo, as simulações com uso de computador sugerem que, enquanto uma associação positiva entre as espécies (ou seja, uma tendência de agregação nas mesmas manchas) torna mais difícil a coexistência, o *nível* de associação e agregação que se encontra na realidade geral ainda levaria à coexistência, ao passo que em um ambiente homogêneo haveria exclusão (Shorrocks e Rosewell, 1987).

A importância da agregação para a coexistência também é apoiada por outro modelo espacialmente explícito baseado em um retículo bidimensional de células (ver Seção 8.5.1). Cada uma das células podia ser ocupada por uma de cinco espécies de gramíneas: *Agrostis stolonifera*, *Cynosurus cristatus*, *Holcus lanatus*, *Lolium perenne* e *Poa trivialis* (Silvertown *et al.*, 1992). Tratava-se de um modelo de "autômato celular", em que cada célula pode existir em um número limitado de estados discretos (nesse caso, qual a espécie era a ocupante), sendo o estado de cada célula determinado a cada passo por um conjunto de regras. Nesse caso, as regras baseavam-se no estado atual da célula, no estado das células vizinhas e na probabilidade de que uma espécie em uma célula vizinha substituísse a sua ocupante atual. Essas taxas de substituição de uma espécie por outra basearam-se nas observações de campo (Thórhallsdóttir, 1990).

Quando a disposição inicial das espécies sobre o retículo foi aleatória (sem agregação), as três espécies competitivamente inferiores se extinguiram rapidamente e, das sobreviventes, *A. stolonifera* (com uma ocupação de mais de 80% das células) rapidamente dominou *H. lanatus*. Contudo, quando a disposição inicial foi em cinco bandas da mesma largura e com uma só espécie em cada uma delas, o resultado mudou de maneira drástica: (i) a exclusão competitiva foi nitidamente retardada inclusive para as espécies menos competitivas (*C. cristatus* e *L. perenne*); (ii) *H. lanatus* chegou a ocupar mais de 60% das células, em um período (600 passos de tempo) em que estaria próximo à extinção, se a distribuição inicial fosse aleatória; e (iii) o próprio resultado dependeu muito da disposição relativa no começo e, portanto, de quais espécies competiam inicialmente entre si.

Naturalmente, não existe indício de que as espécies formem bandas largas uniespecíficas nas comunidades naturais – mas tampouco é provável encontrar comunidade cujas espécies se misturem ao acaso, de modo que não há organização espacial para se levar em conta. O modelo enfatiza os perigos de se ignorar as agregações (porque elas deslocam o equilíbrio para a competição intra-específica em detrimento da interespecífica, promovendo, portanto, a coexistência), mas também os perigos de se ignorar a justaposição das agregações, já que estas igualmente podem servir para manter as espécies competitivamente subordinadas afastadas das espécies competitivamente superiores.

Apesar do vasto corpo de teoria e modelos, existem poucos estudos experimentais que tratem diretamente do impacto de padrões espaciais sobre a dinâmica de populações. Stoll e Prati (2001) desenvolveram experimentos com plantas reais, em um estudo que tem muito em comum com o tratamento teórico de Silvertown. Eles testaram a hipótese de que a agregação intra-específica pode promover a coexistência e, assim, manter alta a riqueza em espécies em comunidades experimentais de quatro espécies terrícolas anuais: *Capsella bursa-pastoris*, *Cardamine hirsuta*, *Poa annua* e *Stellaria media*. *S. media* é reconhecida como uma competidora superior entre essas espécies. Réplicas de misturas de três e quatro espécies foram semeadas em densidade alta; as sementes foram dispostas completamente ao acaso ou as sementes de cada espécie foram agregadas em subparcelas dentro das áreas experimentais. A agregação intra-específica piorou o desempenho de *S. media* nas misturas, enquanto, para as três competidoras inferiores, em apenas um caso a agregação não melhorou o desempenho (Figura 8.13).

De modo geral, o sucesso das abordagens da "vizinhança" (Pacala, 1997) no estudo de competição vegetal, em que o enfoque é a competição experimentada pelos indivíduos em

manchas locais, em vez da média das densidades em toda a população, argumenta novamente em favor da importância do reconhecimento da heterogeneidade espacial. Coomes e colaboradores (2002), por exemplo, investigaram a competição entre duas espécies vegetais de dunas, *Aira praecox* e *Erodium cicutarium*, no noroeste da Inglaterra. A espécie menor, *A. praecox*, tendeu a se agregar, mesmo nas escalas espaciais menores. *E. cicutarium*, por sua vez, apresentou uma agregação moderada em manchas de 30 e 50 mm de raio, mas em manchas com 10 mm de raio ficou de certa forma uniformemente espaçada (Figura 8.14a). Contudo, na menor escala espacial, as duas espécies exibiram uma associação negativa entre si (Figura 8.14b), indicando que *A. praecox* tendeu a ocorrer em grupos pequenos monoespecíficos. Por isso, *A. praecox* mostrou-se muito menos propensa à competição de *E. cicutarium* do que se elas estivessem distribuídas ao acaso, justificando a aplicação por Coomes e colaboradores de modelos de simulação de competição, em que as respostas locais foram explicitamente incorporadas.

Nesta seção, vimos repetidamente que a natureza heterogênea do ambiente tem fomentado a coexistência sem haver uma marcada diferenciação de nichos. Portanto, uma visão realista da competição interespecífica deve reconhecer que freqüentemente esta ocorre não de maneira isolada, mas sob a influência de um mundo fragmentado (e com suas restrições), não-permanente ou imprevisível. Além disso, a heterogeneidade não precisa estar nas dimensões de tempo e espaço que consideramos até agora. A variação individual na capacidade competitiva dentro de uma espécie também pode fomentar a coexistência estável nos casos em que um competidor superior não-variável excluiria um competidor inferior não-variável (Begon e Wall, 1987). Isso reforça um ponto que reaparece ao longo deste livro: a heterogeneidade (espacial, temporal ou individual) pode exercer uma influência estabilizante sobre as interações ecológicas.

8.6 Competição aparente: espaço sem inimigos

Outro motivo de cautela em nossa discussão sobre competição é a existência do que Holt (1977, 1984) denominou "competição aparente", e o que outros autores chamaram de "competição por um espaço sem inimigos" (Jeffries e Lawton, 1984, 1985).

FIGURA 8.13 Efeito da agregação intra-específica sobre a biomassa acima da superfície do solo (média ± EP) (–), para quatro espécies vegetais cultivadas por 6 semanas em misturas de três e quatro espécies (quatro réplicas para cada). *Stellaria media* (*Sm*), uma competidora normalmente superior, teve um desempenho pior quando suas sementes ficaram agregadas do que quando dispostas ao acaso. Ao contrário, as três espécies competitivamente inferiores – *Capsella bursa-pastoris*, (*Cbp*), *Cardamine hirsuta* (*Ch*) e *Poa annua* (*Pa*) – exibiram um desempenho quase sempre melhor quando as sementes ficaram agregadas. Observe as escalas diferentes nos eixos verticais (de Stoll e Prati, 2001).

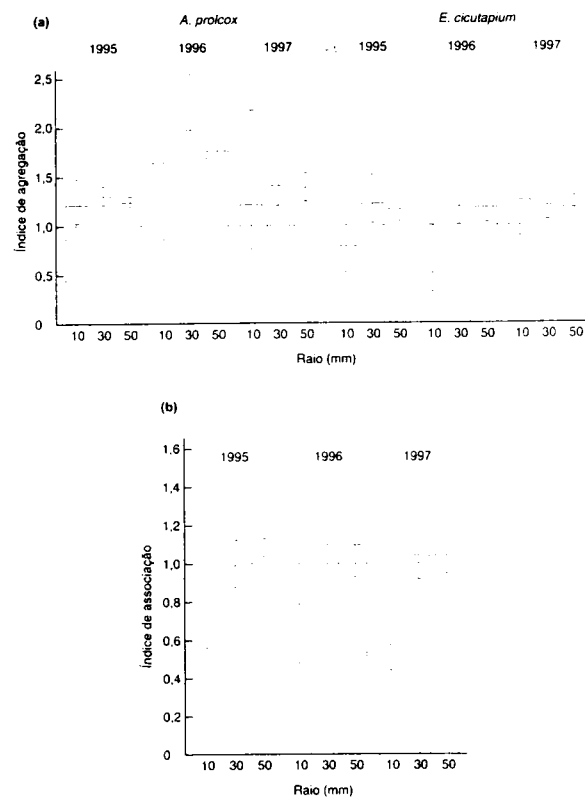



FIGURA 8.14 (a) Distribuição espacial de duas espécies vegetais de dunas, *Aira praecox* e *Erodium cicutarium*, em um local no noroeste da Inglaterra. Um índice de agregação de 1 indica uma distribuição ao acaso. Índices superiores a 1 indicam agregação dentro de manchas com raios conforme especificado; valores inferiores a 1 indicam uma distribuição regular. As barras representam intervalos de confiança de 95%. (b) Associação entre *A. praecox* e *E. cicutarium* em cada um dos três anos. Um índice de associação superior a 1 indica que as duas espécies tenderam a ficar juntas mais do que seria esperado só pelo acaso em manchas com raios conforme especificado; valores inferiores a 1 indicam uma tendência a encontrar uma espécie ou a outra. As barras representam intervalos de confiança de 95% (segundo Coomes *et al.*, 2002).

Imagine uma única espécie de predador ou parasito que ataca duas espécies de presas (ou hospedeiro). Ambas as espécies de presas são prejudicadas pelo inimigo, e este se beneficia de ambas as espécies de presas. Portanto, o aumento de abundância que o inimigo alcança ao consumir a presa 1 aumenta seu dano sobre a presa 2. Por isso, indiretamente a presa 1 afeta de maneira adversa a presa 2 e vice-versa. Essas interações estão resumidas na Figura 8.15, a qual mostra que do ponto de vista das duas espécies de presa, os sinais das interações são indistinguíveis dos que se produziriam na interação indireta de duas espécies competindo por um único recurso (competição de exploração). No presente caso, não parece haver um recurso limitante, daí, portanto, a expressão "competição aparente".

Em um experimento envolvendo um parasitóide (a vespa *Venturia canescens*) e duas lagartas hospedeiras (*Plodia interpunctella* e *Ephestia kuehniella*), Bonsall e Hassell (1997) permitiram o trânsito livre do parasitóide entre as espécies hospedeiras, mas mantiveram os hospedeiros separados para evitar a possibilidade de competição por recursos. Quando as câmaras experimentais continham apenas uma espécie hospedeira e o parasitóide, ambas persistiram e exibiram oscilações amortecidas no tamanho populacional, tendendo a um equilíbrio estável (Figura 8.16). Porém, com a presença das duas

Nível trófico	Competição		Competição aparente	
	(a) Interferência: uma interação direta	(b) Exploração: interação indireta mediada por um recurso compartilhado	(c) Interação indireta mediada por um inimigo compartilhado	(d) Interação indireta mediada por outra espécie no mesmo nível trófico
Inimigos naturais (I) (herbívoros, parasitos, patógenos)			I	
Consumidores (C)	C_1 C_2	C_1 C_2	C_1 C_2	C_1 C_2 C_3
Recursos limitantes (R) (luz, água, minerais, vitaminas, etc.)		R		

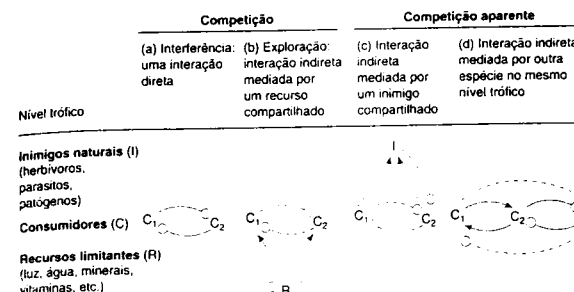



FIGURA 8.15 Em termos dos sinais de suas interações, os seguintes casos não podem ser distinguidos uns dos outros: (a) duas espécies interferindo diretamente (competição de interferência); (b) duas espécies consumindo um recurso comum (competição de exploração); (c) duas espécies sendo atacadas por um predador comum ("competição aparente" pelo "espaço livre de inimigos"); e (d) duas espécies ligadas por uma terceira que compete com uma e mantém uma relação mutualista com a outra. (——) = interações diretas; (· · · ·) = interações indiretas; as setas indicam influências positivas e os círculos indicam influências negativas (segundo Holt, 1984; Connell, 1990).

espécies hospedeiras no sistema, o parasitóide teve um impacto maior sobre a espécie dotada da taxa intrínseca de crescimento mais baixa (*E. kuehniella*). Este hospedeiro mostrou oscilações populacionais crescentes e invariavelmente foi levado à extinção. Por meio de seu experimento, Bonsall e Hassell puderam demonstrar o efeito da competição aparente, em uma situação em que a competição por recursos entre espécies de lagartas foi excluída.

Ao mesmo tempo em que a expressão "competição aparente" é bastante apropriada, às vezes é importante considerar o "espaço livre de inimigos" como o recurso limitante pelo qual as espécies de presas (ou hospedeiros) competem. Isso ocorre porque a persistência da espécie de presa 1 será favorecida por evitar ataques do predador, que também altera a presa 2. Claramente, a presa 1 consegue isso pela ocupação de um hábitat, ou pela adoção de uma forma ou um padrão comportamental, suficientemente diferente daquele da presa 2. Em resumo, o "ser diferente" (isto é, diferenciação de nichos) mais uma vez favorecerá a coexistência – mas isso acontecerá assim por causa da redução da competição aparente ou da competição por espaço livre de inimigos.

Uma rara demonstração experimental da competição aparente pelo espaço livre de inimigos envolve dois grupos de presas que vivem em recifes rochosos de submarés em Santa Catalina Island, Califórnia. O primeiro grupo compreende três espécies de gastrópodes móveis: *Tegula aureotincta*, *T. eiseni* e *Astraea undosa*; o segundo compreende bivalves sésseis, dominados pelo marisco *Chama arcana*. Ambos os grupos eram predados por uma lagosta (*Panulirus interruptus*), um polvo (*Octopus bimaculatus*) e um búzio (*Kelletia kelletii*), embora esses predadores mostrassem uma nítida preferência pelos bivalves. Em áreas caracterizadas por matacães e muitos espaços de fissuras ("alto-relevo"), havia densidades altas de bivalves e predadores, mas densidades apenas moderadas de gastrópodes; contudo, nas áreas de baixo-relevo, quase sem espaços de fissuras, a presença de bivalves era aparentemente nula, havia apenas poucos predadores e densidades altas de gastrópodes.

As densidades dos dois grupos de presas foram inversamente correlacionadas, mas havia poucos elementos da sua biologia alimentar para sugerir que estivessem competindo por um mesmo recurso. Por outro lado, quando os bivalves foram introduzidos experimentalmente nas áreas quase sem espaços de fissuras, aumentou o número de predadores que se congregavam, as taxas de mortalidade dos gastrópodes cresceram (muitas vezes aparentemente associadas à predação pela lagosta ou pelo polvo) e as suas densidades diminuíram (Figura 8.17a,b). A manipulação experimental dos gastrópodes (móveis) mostrou-se impossível, mas os locais quase sem espaços de fissuras com densidades altas de gastrópodes sustentaram densidades mais altas de predadores, e as taxas de mortalidade dos bivalves introduzidos experimentalmente foram mais elevadas do que nos locais com densidades relativamente baixas de gastrópodes (Figura 8.17c). Nos raros locais de alto-relevo sem o bivalve *C. arcana*, as densidades dos predadores foram mais baixas do que o normal e as de gastrópodes foram mais altas (Figura 8.17d). Parece claro que cada grupo de presas afetou adversamente o outro por meio de um aumento no número de predadores e, portanto, mediante uma maior mortalidade induzida pelo predador.

Um experimento com um objetivo semelhante envolveu a remoção de uma mosca comum minadora de folhas (*Calycomyza* sp.) e sua planta hospedeira *Lepidaploa tortuosa* (Asteraceae), em locais replicados em uma comunidade florestal tropical de Belize, América Central. Outras espécies de moscas minadoras de folhas, que compartilhavam inimigos naturais (vespas parasitóides) com *Calycomyza*, mas cujas plantas hospedeiras eram diferentes, demonstraram redução do parasitismo e aumento da abundância (um ano depois) nos locais de remoção, em comparação como os locais-controle (Morris *et al.*, 2004). Esses resultados apóiam as previsões da competição aparente, envolven-

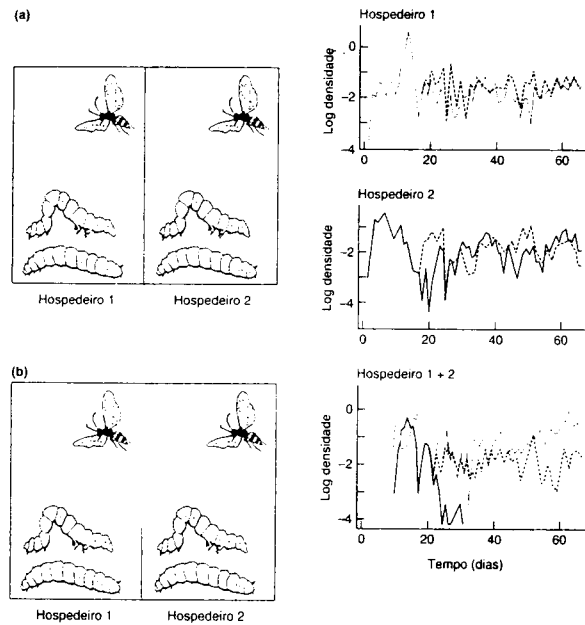



FIGURA 8.16 Competição aparente mediada por parasito, por meio de uma vespa parasitóide, *Venturia canescens*, que ovoposita em duas espécies de lagartas hospedeiras. As organizações experimentais estão ilustradas à esquerda, e as dinâmicas das populações do parasitóide (linhas pretas tracejadas) e das espécies hospedeiras (hospedeiro 1, *Plodia interpunctella* [linhas marrons]; hospedeiro 2, *Ephestia kuehniella* [linhas pretas contínuas]), à direita. (a) Na presença de apenas um hospedeiro, este e o parasitóide coexistiram com dinâmica estável. (b) Quando o parasitóide teve acesso aos dois hospedeiros, o hospedeiro 2 mostrou oscilações divergentes e sofreu extinção (de Hudson e Greenman, 1998, segundo Bonsall e Hassell, 1997).

do um inimigo natural comum, em uma situação em que pode não ocorrer competição interespecífica por plantas hospedeiras entre espécies de moscas.

Para completar o quadro, existe uma outra interação indireta entre duas espécies, qualificada pela expressão "competição aparente" (Figura 8.15d), em que as espécies 1 e 2 exibem impactos negativos recíprocos, e as espécies 2 e 3 têm impactos positivos (mutualistas) (ver Capítulo 13). As espécies 1 e 3, então, apresentam impactos negativos indiretos recíprocos, sem compartilhar um recurso comum ou, neste caso, um predador comum. Elas exibem competição aparente, embora não por espaço livre de inimigos (Connell, 1990).

a avaliação da competição em vegetais

Os exemplos mencionados até agora se referem à competição aparente em animais. Connell (1990) realizou uma reavaliação particularmente esclarecedora de 54 exemplos de experimentos de campo publicados sobre "competição" em vegetais, em que os autores originais afirmavam haver demonstrado competição interespecífica convencional em 50. Uma análise mais atenta revelou que, em muitos desses estudos, a coleta de informações não foi suficiente para possibilitar a distinção entre competição convencional e competição aparente; e em muitos outros a informação estava disponível, mas era ambígua. Um estudo, por exemplo, mostrava que a eliminação de *Artemisia* de uma ampla área do Arizona permitia o crescimento muito melhor de 22 espécies de herbáceas, em comparação com o crescimento observado em locais não-perturbados ou em locais onde *Artemisia* de hábito arbustivo, fora removida em faixas estreitas de 3 m. Isso foi originalmente interpretado como uma grande redução da competição pela exploração da água, no primeiro caso (Robertson, 1947). Contudo, na área maior, as plantas herbáceas também experimentaram uma grande redução da pressão do pastejo pelos cervos, roedores e insetos, para os quais os indivíduos de *Artemisia* representavam não apenas uma fonte de alimento, mas também um local de refúgio. Por isso, é igualmente provável que o resultado tenha sido produzido pela redução da competição aparente.

distinguindo padrões e processos

Isso enfatiza que não se justifica a relativa negligência a respeito da competição aparente no passado, mas também realça que, no contexto da competição interespecífica, é importante a distinção entre padrões, por um lado, e processos ou mecanismos, por outro. No passado, os padrões de diferenciação de nichos, bem como do aumento da abundância de uma espécie na ausência de outra, eram interpretados como evidência da competição demasiado fácil. Agora podemos constatar que tais padrões podem surgir por meio

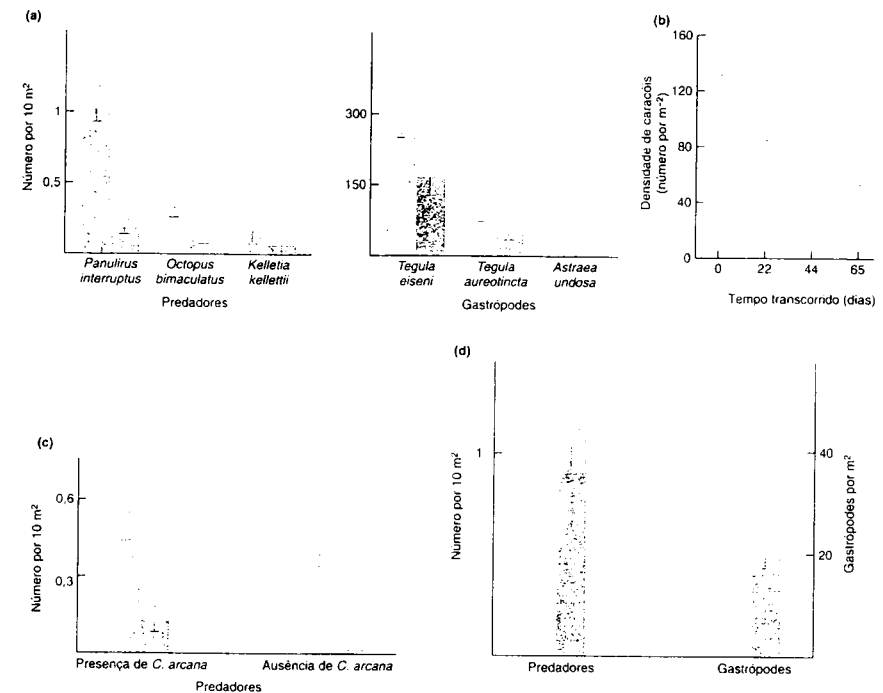



FIGURA 8.17 Evidência da competição aparente por espaço livre de predadores, em Santa Catalina Island, EUA. (a) A densidade de predadores (número por 10 m², com os erros-padrão) e a mortalidade de gastrópodes (número de conchas "recentemente mortas" por local, com os erros-padrão) aumentaram, em relação aos controles (barras em cinza), quando os bivalves foram adicionados aos locais sem espaços de fissuras dominados por gastrópodes (barras marrons). (b) Isso determinou um declínio da densidade de gastrópodes (são indicadas as barras dos erros-padrão). (c) A densidade de predadores (número por 10 m², com os erros-padrão) foi mais alta nos locais sem espaços de fissuras com densidade elevada (barras marrons) do que nos locais sem espaços de fissuras com densidade baixa de gastrópodes (barras em cinza), tanto na presença quanto na ausência de *C. arcana*. (d) As densidades de predadores (número por 10 m², com os erros-padrão) foram mais baixas, e as densidades de gastrópodes (número por m², com erros-padrão), mais altas nos locais de alto-relevo sem *C. arcana* (barras marrons) do que naqueles com ela (barras em cinza) (segundo Schmitt, 1987).

de uma ampla variedade de processos, e que uma compreensão apropriada requer que os distingamos – não apenas discriminando entre competições convencional e aparente, mas também especificando os mecanismos dentro, digamos, da competição convencional (um ponto ao qual retornaremos na Seção 8.10).

8.7 Efeitos ecológicos da competição interespecífica: abordagens experimentais

Apesar das interações importantes entre competição e heterogeneidade ambiental, e das complicações da competição aparente, uma grande atenção tem sido dedicada à própria competição convencional. Já destacamos as dificuldades na interpretação das evidências que são meramente observações (ver Freckleton e Watkinson, 2001), e é por essa razão que muitos estudos sobre efeitos ecológicos da competição interespecífica têm adotado uma abordagem experimental. Por exemplo, vimos experimentos de campo envolvendo manipulação de cracas (ver Seção 8.2.2), aves (ver Seção 8.2.5), taboas (ver Seção 8.3.3) e caracóis (ver Seção 8.5.4), nos quais a densidade de uma ou de ambas as espécies foi alterada (em geral reduzida). Subseqüentemente, foram monitoradas a fecundidade, a sobrevivência, a abundância ou a utilização de recursos das espécies restantes. Após, os resultados foram comparados com a situação anterior à manipulação ou, melhor ainda, com uma parcela-controle comparável na

qual não ocorreu qualquer manipulação. Tais experimentos têm fornecido informações valiosas, mas eles são tipicamente mais fáceis de executar com alguns tipos de organismos (p. ex., organismos sésseis) do que com outros.

O segundo tipo de evidência experimental é procedente de trabalhos realizados sob condições artificiais controladas (com freqüência em laboratório). Novamente, o elemento crucial tem consistido em geral em uma comparação entre as respostas de espécies que vivem isoladamente e suas resposta quando em combinação. Tais experimentos apresentam a vantagem de serem comparativamente fáceis de executar e controlar, mas têm duas desvantagens importantes. A primeira é que as espécies são examinadas em ambientes diferentes daqueles em que vivem naturalmente. A segunda é a simplicidade do ambiente: ele pode impedir a diferenciação de nichos porque não possui dimensões do nicho, que em outras circunstâncias seriam importantes. De qualquer forma, esses experimentos podem proporcionar indícios importantes sobre os prováveis efeitos da competição na natureza.

8.7.1 Experimentos de prazos mais longos

A maneira mais direta de descobrir o resultado da competição entre duas espécies no laboratório, ou sob outras condições controladas, é colocá-las juntas e deixá-las por si mesmas. Dessa forma, uma vez que mesmo a competição mais unilateral provavelmente ocupe algumas gerações (ou um período razoável de crescimento modular) antes de produzir-se por completo, essa abordagem direta é mais fácil e tem sido usada com mais freqüência em algumas espécies do que em outras. Ela tem sido aplicada mais freqüentemente para insetos (como no exemplo do besouro da farinha, na Seção 8.4.3) e microrganismos (como no exemplo do *Paramecium*, na Seção 8.2.4). Observe que nem as plantas superiores, nem os vertebrados e nem os invertebrados grandes se prestam facilmente a esta abordagem (embora um exemplo com vegetal seja discutido na Seção 8.10). Devemos estar cientes que isso pode distorcer nossa visão a respeito da natureza da competição interespecífica.

8.7.2 Experimentos de uma única geração

Dados esses problemas, a abordagem alternativa de "laboratório", utilizada especialmente com plantas (embora os métodos tenham sido ocasionalmente usados com animais), em geral tem consistido em acompanhar as populações durante apenas uma geração, comparando as "entradas" e as "saídas". Diversos delineamentos experimentais têm sido empregados.

experimentos de substituição

Nos experimentos "de substituição", é explorado o efeito da variação da proporção de cada uma de duas espécies, mantendo constante a densidade total (Wit, 1960). Assim, em uma densidade total de, por exemplo, 200 plantas, se estabeleceria uma série de misturas: 100 da espécie A e 100 da espécie B, 150 A e 50 B, 0 A e 200 B, etc. Ao final do período experimental, seria monitorada a quantidade de sementes ou a biomassa de cada espécie em cada mistura. Tais séries de substituição podem então ser estabelecidas para uma gama de densidades totais. Na prática, contudo, a maioria dos pesquisadores usa apenas uma única densidade total, o que tem provocado uma crítica considerável ao delineamento, pois isso significa que o efeito da competição durante várias gerações – quando a densidade total inevitavelmente se alteraria – não pode ser previsto (ver Firbank e Watkinson, 1990).

De qualquer maneira, as séries de substituição têm sido muito valiosas para elucidar aspectos da natureza da competição interespecífica e os fatores que influenciam na sua intensidade (Firbank e Watkinson, 1990). Um dos primeiros e mais influentes estudos foi o de Wit e colaboradores (1966) sobre a competição entre a gramínea *Panicum maximum* e a leguminosa *Glycine javanica*, que freqüentemente formam pastagens mistas na Austrália. *P. maximum* adquire todo o seu nitrogênio apenas do solo, mas *G. javanica* adquire parte do seu nitrogênio a partir do ar, por fixação desse nutriente, por meio da associação de suas raízes com a bactéria *Rhizobium* (ver Seção 13.10.1). Os competidores foram cultivados em séries de substituição com e sem a inoculação de *Rhizobium*, e os resultados são apresentados tanto sob forma de diagramas de substituição como sob forma de "produções totais relativas" (Figura 8.18). A produção relativa de uma espécie em uma mistura é a razão de sua produção na mistura em relação à produção da espécie sozinha na série de substituição, eliminando quaisquer diferenças de produção absoluta entre as espécies e referindo-as à mesma escala. A produção total relativa de uma mistura particular é então a soma das duas produções relativas. A partir das séries de substituição (Figura 8.18a), parece claro que ambas as espécies, mas especialmente *G. javanica*, tiveram melhor desempenho (foram menos afetadas pela competição interespecífica) na presença do que na ausência de *Rhizobium*. Contudo, isso fica ainda mais claro a partir das produções totais relativas (Figura 8.18b), que na ausência de *Rhizobium* nunca se afastaram significativamente de 1, mas na sua presença foram consistentemente superiores a 1. Isso sugere que a diferenciação de nichos não foi possível sem *Rhizobium* (uma segunda espécie poderia ajustar-se somente por redução compensatória do rendimento da primeira); contudo a diferenciação de nichos ocorreu na presença de *Rhizobium* (as espécies produziram mais em conjunto do que separadamente).

experimentos de adição

Uma segunda abordagem, popular no passado, consiste no uso de um delineamento "de adição", em que uma espécie (tipicamente uma planta de cultivo) é semeada com uma densidade constante, junto com um gama de densidades de uma segunda espécie (tipicamente uma erva daninha). A justificativa desse delineamento é que ele imita a situação natural de um cultivo infestado por uma erva daninha e, por isso, fornece informação sobre o efeito provável de diversos níveis de infestação (Firbank e Watkinso, 1990). Entretanto, um

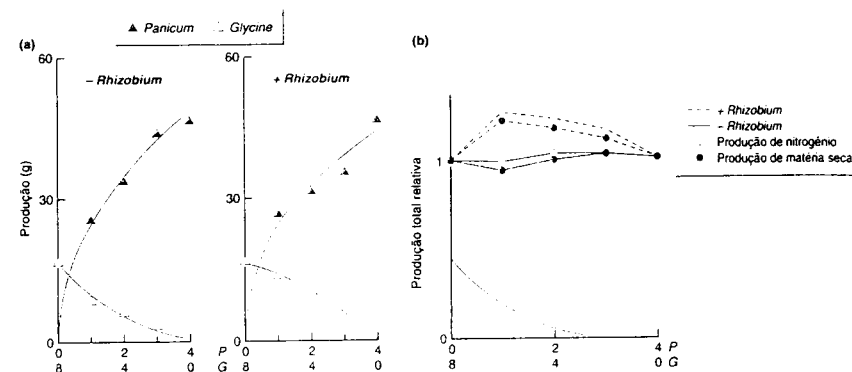



FIGURA 8.18 Experimento de substituição sobre a competição interespecífica entre *Panicum maximum* (*P*) e *Glycine javanica* (*G*), na presença e na ausência de *Rhizobium*: (a) diagramas de substituição, (b) produções totais relativas (segundo Wit *et al.*, 1966).

problema com os experimentos de adição é que a densidade conjunta e as proporções das espécies variam simultaneamente. Por isso, foi demonstrado que é difícil separar o efeito da erva daninha sobre a produção do cultivo do simples efeito de aumentar a densidade total (cultivo mais erva daninha). A Figura 8.19 mostra um exemplo que descreve os efeitos de duas ervas daninhas, *Cassia obtusifolia* e o caruru (*Amaranthus retroflexus*), sobre a produção de algodão no Alabama (Buchana *et al.*, 1980). À medida que aumentava a densidade de ervas daninhas, diminuía a produção de algodão, sendo este efeito da competição interespecífica mais pronunciado com *C. obtusifolia* do que com *A. retroflexus*.

análise de superfície de resposta

Nos delineamentos de substituição, as proporções dos competidores são variadas, mas a densidade total é mantida constante, enquanto nos delineamentos de adição as proporções são variadas, mas a densidade de um competidor fica constante. Talvez por isso seja bem-vinda a proposta e a aplicação da "análise de superfície de resposta", em que duas espécies são plantadas separadas e misturadas em uma ampla gama de densidades e proporções (Figura 8.20) (Firbank e Watkinson, 1985; Law e Watkinson, 1987; Bullock *et al.*, 1994b; embora esse último se refira a clones da mesma espécie). Em conjunto, esses estudos sugerem que as equações apropriadas para descrever o efeito competitivo de uma espécie (A) sobre outra (B) são, no caso de mortalidade:

$$N_A = N_{i,A}\,[1 + m\,(N_{i,A} + \beta N_{i,B})]^{-1} \qquad (8.16)$$

e para a fecundidade:

$$Y_A = N_A R_A\,[1 + a\,(N_A + \alpha N_B)]^{-b} \qquad (8.17)$$

que, como pode-se observar, estão relacionadas à Equação 5.17 (ver Seção 5.8.1 – o modelo básico da competição intra-específica) e à Equação 5.12 (ver Seção 8.4.1 – a incorporação da competição interespecífica). Desse modo, $N_{i,A}$ e $N_{i,B}$ são os números iniciais das espécies A e B; N_A e N_B representam os números das espécies A e B após a mortalidade; Y_A é a produção (sementes ou biomassa) da espécie A; m e a representam a suscetibilidade ao adensamento; β e α são os coeficientes de

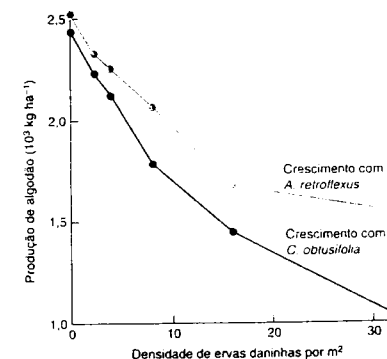



FIGURA 8.19 Experimento de competição com um "delineamento de adição": produção de algodão em parcelas plantadas com densidade constante, infestadas de ervas daninhas (*Cassia obtusifolia* e *Amaranthus retroflexus*) com densidades diferentes (segundo Buchanan *et al.*, 1980).

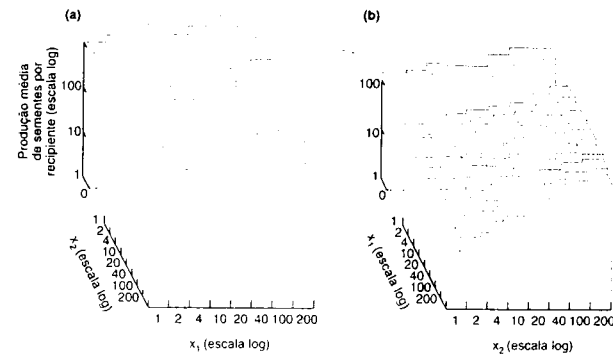



FIGURA 8.20 Superfície de resposta da competição, indicada pela produção de sementes por recipiente, entre (a) *Phleum arenarium* e (b) *Vulpia fasciculata* semeadas em separado e em misturas com uma gama de densidades e freqüências. x_1 e x_2 são as densidades de semeadura de *P. arenarium* e *V. fasciculata*, respectivamente (segundo Law e Watkinson, 1987).

competição; R_A é a taxa reprodutiva básica da espécie A (e, portanto, $N_A R_A$ é a produção na ausência de competição); e *b* determina o tipo de dependência da densidade (assumida como igual a 1 para a mortalidade – compensação perfeita). Os dados como os apresentados na Figura 8.20, obtidos durante uma única geração, podem, assim, ser usados para ajustar os valores (mediante um programa de computador) aos parâmetros das Equações 8.16 e 8.17, e as equações, por sua vez, podem ser utilizadas para prever o resultado da competição entre as espécies durante muitas gerações – o que não é possível tanto com os delineamentos de substituição quanto com os de adição.

Por outro lado, Law e Watkinson (1987) verificaram que poderiam obter um ajuste melhor às superfícies de resposta utilizadas em seu experimento caso usassem uma equação em que os coeficientes de competição não fossem fixos, mas sim variassem com a freqüência e a densidade – embora o seu significado, em termos de "comportamento vegetal", não seja claro. Portanto, as análises de superfícies de respostas, ao revelarem as complexidades potenciais das interações entre espécies competidoras, também revelam que o conhecimento ou a previsão dos resultados dinâmicos pode ser apenas uma parte da história. Seria necessário também compreender os mecanismos subjacentes (ver Seção 8.10).

8.8 Efeitos evolutivos da competição interespecífica

8.8.1 Experimentos naturais

Vimos que a competição interespecífica costuma ser estudada por um experimentador mediante a comparação de espécies isoladas e em combinação. A natureza com freqüência proporciona informação deste tipo: a distribuição de certas espécies potencialmente competidoras é tal que elas às vezes ocorrem juntas (simpatria) e às vezes separadas (alopatria). Esses "experimentos naturais" podem fornecer informação adicional sobre a competição interespecífica, e especialmente sobre os efeitos evolutivos, já que as diferenças entre populações simpátricas e alopátricas são muitas vezes de longa data. Os experimentos naturais se tornaram atraentes, em primeiro lugar, porque eles *são* naturais – eles se referem a organismos vivendo em seus hábitats naturais – e, em segundo lugar, porque podem ser "realizados" simplesmente por meio da observação – não são necessárias manipulações experimentais difíceis ou impraticáveis. Entretanto, sua desvantagem está na falta de populações "experimentais" e "controle" verdadeiras. Idealmente, deveria haver apenas uma diferença entre as populações: a presença ou a ausência de uma espécie competidora. Na prática, contudo, as populações em geral diferem também em outros aspectos, simplesmente porque ocorrem em locais distintos. Por isso, os experimentos naturais devem ser interpretados sempre com cautela.

A evidência da competição nos experimentos naturais geralmente provém da expansão do nicho na ausência de um competidor (conhecida como *liberação competitiva*) ou simplesmente da diferença do nicho efetivo de uma espécie entre populações simpátricas e alopátricas. Se essa diferença vem acompanhada por mudanças morfológicas, então o efeito é referido como um *deslocamento de caráter*. Por outro lado, as características fisiológicas, comportamentais e morfológicas provavelmente estão envolvidas nas interações competitivas e são um reflexo do nicho efetivo de uma espécie. Entre essas três características, é possível que as diferenças morfológicas sejam o resultado mais evidente da mudança evolutiva, mas, como veremos, os "caracteres" fisiológicos e comportamentais são também sujeitos ao "deslocamento competitivo".

O trabalho sobre duas espécies de gerbos (roedores) que vivem nas dunas costeiras de Israel (Abramsky e Sellah, 1982) proporciona um exemplo de liberação competitiva natural. No norte de Israel, a projeção da crista do Monte Carmel em direção ao mar separa a estreita faixa costeira em duas áreas isoladas, uma setentrional e outra meridional. *Meriones tristami* é um gerbo que colonizou Israel a partir do norte. Atualmente, ele ocorre associado a dunas ao longo de toda a costa, incluindo as áreas ao norte e ao sul do Monte Carmel. *Gerbillus allenbyi* é um outro gerbo, também associado a dunas, e se alimenta de sementes similares às consumidas por *M. tristami*; porém, essa espécie colonizou Israel a partir do sul e não cruzou a barreira do Monte Carmel. Ao norte do Monte Carmel, *M. tristami* vive sozinha e é encontrada tanto na areia das dunas como em outros tipos de solo. Entretanto, ao sul do Monte Carmel, ela ocupa vários tipos de solo, mas não as dunas, pois nelas ocorre apenas *G. allenbyi*.

Esse parece ser um caso de exclusão competitiva e de liberação competitiva: exclusão de *M. tristami* por *G. allenbyi* das dunas ao sul do Monte Carmel; liberação de *M. tristami* ao norte. Contudo, trata-se de uma exclusão competitiva do presente ou de um efeito evolutivo? Abramsky e Sellah estabeleceram uma série de parcelas ao sul do Monte Carmel, eliminando delas *G. allenbyi*, e compararam as densidades de *M. tristami* nessas parcelas com as de diversas parcelas semelhantes do controle. Eles monitoraram as parcelas por um ano, mas a abundância de *M. tristami* permaneceu essencialmente inalterada. Parece que, ao sul do Monte Carmel, *M. tristami* evoluiu para selecionar aqueles hábitats nos quais evita a competição com *G. allenbyi*, conservando sua preferência fixada geneticamente mesmo na ausência de *G. allenbyi*. Contudo, como sempre, por invocar o fantasma do passado, essa interpretação pode ser sólida e sensível, mas não é um fato comprovado.

Um caso de aparente deslocamento de caráter morfológico provém de um trabalho sobre mangustos da Índia. Nas partes ocidentais da sua área de ocorrência natural, o pequeno mangusto da Índia (*Herpestes javanicus*) coexiste com uma ou duas espécies um pouco maiores do mesmo gênero (*H. edwardsii* e *H. smithii*), mas estas não estão presentes nas partes orientais da sua área de ocorrência (Figura 8.21). Simberloff e colaboradores (2000) examinaram a variação de tamanho do dente canino superior desses animais, elemento importante para matar suas presas (observe que as fêmeas dos mangustos são menores do que os machos). A leste, onde *H. javanicus* ocorre sozinho (área VII da Figura 8.21), os machos e as fêmeas possuem caninos maiores do que nas áreas a oeste (III, V, VI), onde ele coexiste com as espécies maiores (Figura 8.22). Essa constatação está de acordo com a opinião de que, onde estão presentes predadores similares, mas maiores, o aparato de captura de presas de *H. javanicus* foi selecionado para redução de

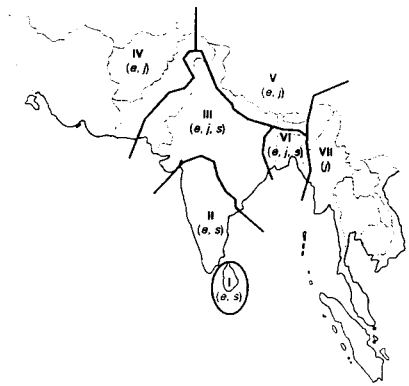



FIGURA 8.21 Áreas de distribuição geográfica natural (I a VII) de *Herpestes javanicus* (*j*), *H. edwardsii* (*e*) e *H. smithii* (*s*) (de Simberloff *et al.*, 2000).

tamanho. Isso provavelmente reduz a intensidade de competição com outras espécies do mesmo gênero, porque os predadores menores tendem a atacar presas menores, em relação aos predadores maiores. Na área onde *H. javanicus* ocorre isoladamente, seus dentes caninos são muito maiores.

É de interesse particular que o pequeno mangusto da Índia tenha sido introduzido há cerca de um século em muitas ilhas fora da sua área de ocorrência natural (muitas vezes como parte de uma tentativa ingênua de controlar roedores introduzidos). Nesses locais, as espécies maiores de mangustos competidores não estão presentes. Em 100 a 200 gerações, o pequeno mangusto da Índia aumentou de tamanho (Figura 8.22), de modo que as dimensões dos indivíduos insulares são atualmente intermediárias entre aquelas da região de origem (onde eles coexistiam com outras espécies e eram pequenos) e aquelas do leste, onde eles ocorrem isoladamente. Nas ilhas, eles exibem uma variação consistente com a "liberação ecológica" da competição com espécies maiores.

Um outro exemplo é o das populações de espinhelas (*Gasterosteus aculeatus*) de origem marinha, que vivem em lagos de água doce na British Columbia, Canadá, onde permaneceram aparentemente em conseqüência do soerguimento da Terra, há cerca de 12.500 anos, ou após as subseqüentes elevação e retração dos níveis do mar, há cerca de 11.000 anos (Schluter e McPhail, 1992, 1993). Como resultado dessa "dupla invasão", em alguns lagos atualmente encontram-se duas formas de *G. aculeatus* (embora ainda não tenham recebido seus próprios nomes científicos), enquanto em outros ocorre apenas uma. Onde quer que as duas formas ocorram, uma é sempre "limnética" e a outra é

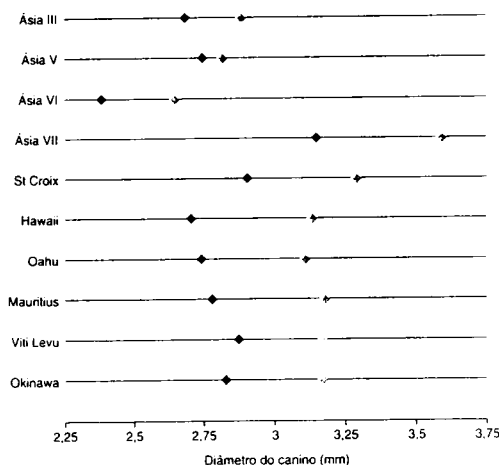



FIGURA 8.22 Diâmetro máximo (mm) do canino superior de *Herpestes javanicus* em sua área de ocorrência natural (dados apenas para as áreas III, V, VI e VII da Figura 8.21) e em locais onde a espécie foi introduzida. Os símbolos pretos representam os tamanhos médios para as fêmeas e os símbolos de cor laranja representam os tamanhos médios para os machos (de Simberloff *et al.*, 2000).

"bentônica". A primeira concentra sua alimentação no plâncton de águas abertas e possui filtradores de brânquias correspondentemente longos (e regularmente espaçados) que filtram o plâncton da corrente de água ingerida. A segunda, com filtradores de brânquias muito mais curtos, consome presas maiores, localizadas na vegetação ou nos sedimentos (Figura 8.23b). Contudo, sempre que ocorre apenas uma forma em um lago, esta explora ambos os tipos de recursos alimentares e é morfologicamente intermediária (Figura 8.23a). Presumivelmente, após a segunda invasão, evoluiu um deslocamento de caráter ecológico, o que promoveu a coexistência do par de formas ou foi um fator necessário para o sucesso da segunda invasão. A evidência genética, baseada na análise do DNA mitocondrial de vários pares de espécies, apóia a idéia de padrões repetidos de radiação adaptativa em lagos individuais (Rundle *et al.*, 2000).

Se o deslocamento de caráter, em última análise, é causado pela competição, então os efeitos desta deveriam declinar com o grau de deslocamento. As espinhelas de riacho (*Culaea inconstans*), que em lagos do Canadá são simpátricas com uma outra espécie de espinhela (*Pungitius pungitius*), possuem diferenças significativas em relação a indivíduos alopátricos da sua espécie: filtradores de brânquias mais curtos, maxilas mais longas e corpos mais fortes. Gray e Robinson (2002) consideraram os indivíduos alopátricos de *C. inconstans* como fenótipos em pré-deslocamento, e os indivíduos simpátricos, como fenótipos em pós-deslocamento. Quando cada fenótipo foi colocado separadamente na presença de *P. pungitius*, os indivíduos alopátricos de *C. inconstans* cresceram bem menos do que os indivíduos simpátricos da mesma espécie (Figura 8.24). Essa constatação está de acordo com a hipótese segundo a qual a competição é reduzida quando ocorre divergência entre espécies competidoras.

Dois exemplos finais e plausíveis de deslocamento de caráter são proporcionados pelo trabalho sobre caracóis do barro na Finlândia (*Hydrobia ulvae* e *H. ventrosa*) e besouros rinoceronte-gigante no sudeste da Ásia (*Chalcosoma caucasus*

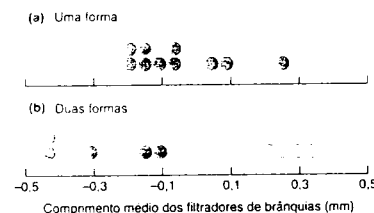



FIGURA 8.23 Deslocamento de caráter em espinhela (*Gasterosteus aculeatus*). Lagos pequenos localizados na costa da British Columbia mantêm duas formas de espinhelas (b), em que filtradores de brânquias da forma bentônica (●) são significativamente mais curtos do que os da forma limnética (○), enquanto aqueles das formas de espinhelas ocorrentes sozinhas em lagos comparáveis (a) são intermediários em comprimento. Os comprimentos dos filtradores de brânquias foram ajustados para levar em consideração as diferenças em tamanho das formas (segundo Schluter e McPhail, 1993).

caracóis do barro: um exemplo clássico de deslocamento de caráter?

e *C. atlas*). Quando as duas espécies de caracóis do barro vivem separadas, seus tamanhos são praticamente iguais; mas quando coexistem, seus tamanhos são sempre diferentes (Figura 8.25a) (Saloniemi, 1993), e elas tendem a consumir partículas alimentares de tamanhos diferentes (Fenchel, 1975). Os besouros exibem um padrão morfológico similar (Figura 8.25b) (Kawano, 2002). Por isso, esses dados sugerem enfaticamente o deslocamento de caráter, permitindo a coexistência. Entretanto, mesmo um caso aparentemente exemplar como esse dos caracóis do barro está aberto à discussão (Saloniemi, 1993). Na Finlândia, os hábitats simpátricos e alopátricos não eram idênticos: *H. ulvae* e *H. ventrosa* coexistiam em corpos d'água abrigados raramente afetados pela ação das marés. *H. ulvae* foi encontrada sozinha em ambientes relativamente expostos de substratos lamacentos de marés e marismas; *H. ventrosa* foi encontrada sozinha fora da zona de marés, em lagunas e charcos. Além disso, *H. ulvae* naturalmente alcança tamanhos maiores em hábitats sob menos influência de marés, e *H. ventrosa* pode crescer bem menos neste tipo de hábitat. Este fato poderia ser responsável pelas diferenças de tamanho entre simpatria e alopatria nessas espécies. Isso enfatiza o principal problema dos experimentos naturais como os que parecem demonstrar o deslocamento de caráter: populações simpátricas e alopátricas podem ocorrer em condições ambientais diferentes, sobre as quais o observador não tem qualquer controle. Às vezes, podem ter sido essas diferenças ambientais, e não a competição, que provocaram o deslocamento de caráter.

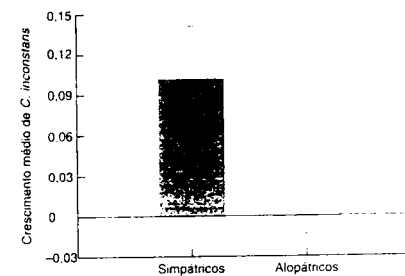



FIGURA 8.24 Médias (com erro-padrão) de crescimento (log natural da massa final do peixe em cada recinto dividido pela massa inicial do grupo) de indivíduos simpátricos de *C. inconstans* representando fenótipos em pós-deslocamento (barra escura) e indivíduos alopátricos da mesma espécie representando fenótipos em pré-deslocamento (barra clara); os dois tipos de indivíduos de *C. inconstans* foram colocados na presença de indivíduos de *P. pungitius*. Em competição com indivíduos de *P. pungitius*, o crescimento dos fenótipos em pós-deslocamento foi significativamente maior do que o daqueles em pré-deslocamento ($P = 0{,}012$) (segundo Gray e Robinson, 2002).

8.8.2 Experimentando com experimentos naturais

Como já vimos com os gerbos, às vezes, os experimentos naturais podem, por si mesmos, proporcionar uma oportunidade para uma manipulação experimental posterior – e mais informativa. Em um desses casos, foi investigada a divergência do nicho no trevo, *Trifolium repens*, como resultado de sua competição com a gramínea *Lolium perenne* (Turkington e Mehrhoff, 1990). O trevo foi examinado em dois locais: (i) um com "duas espécies", em que alcançava uma cobertura do solo de 48% e a gramínea alcançava uma cobertura de 96% (as duas juntas ultrapassaram 100% porque suas folhas podem se sobrepor); e (ii) um em que o trevo alcançava uma cobertura de 49%, mas *L. perenne* cobria apenas 4% (um local com praticamente "apenas trevo"). Foram realizados três experimentos de transplante (em um outro local) e três experimentos de reimplante (no mesmo local) (os experimentos estão descritos e numerados na Figura 8.26a). *T. repens*, procedente de ambos os locais, foi plantada em (i) parcelas do local de "duas espécies", nas quais foi removida apenas *T. repens*; (ii) parcelas do local de "duas espécies", nas quais foram removidas *T. repens* e *L. perenne*; e (iii) parcelas do local de "apenas trevo", nas quais *T. repens* foi eliminado. O grau de supressão ou liberação competitiva foi avaliado a partir da quantidade de crescimento alcançado pelas diferentes plantações de *T. repens*. Isso permitiu deduzir o grau de evolução da divergência do nicho entre as populações de *T. repens* nos locais de "apenas trevo" e de "duas espécies", bem como entre *T. repens* e *L. perenne*.

Aparentemente, a população de *T. repens* do local de "duas espécies" divergiu da população de *L. perenne* (com a qual coexistia e, de outro modo, competiu fortemente) e também da população do local de "apenas trevo" (Figura 8.26b). Quando, no local de "duas espécies", foi removida apenas *T. repens*, os indivíduos reimplantados desta espécie cresceram melhor do que os indivíduos *trans*plantados (tratamentos 1 e 4, respectivamente; $P = 0{,}086$, quase significativa), sugerindo que as plantas transplantadas eram mais competitivas com *L. perenne* residente. Além disso, enquanto a remoção de *L. perenne* não repercutiu sobre o crescimento de *T. repens* do local de "duas espécies" (tratamentos 4 e 5; $P > 0{,}9$), produziu-se um grande aumento do crescimento das plantas procedentes do local de "apenas trevo" (tratamentos 1 e 2; $P < 0{,}005$). A remoção adicional de *L. perenne* também levou a um melhor crescimento das plantas procedentes de "apenas trevo", em comparação com as do local de "duas espécies" (tratamentos 2 e 5; $P < 0{,}05$) – o que sugere que somente as plantas da população "apenas trevo" foram liberadas da competição em ausência de *L. perenne*. Finalmente, no local de "apenas trevo", os trevos oriundos do local de "duas espécies" não cresceram melhor do que no seu local original (tratamentos 4 e 6; $P > 0{,}7$), enquanto as plantas do local de "apenas trevo" cresciam melhor do que com a presença da gramí-

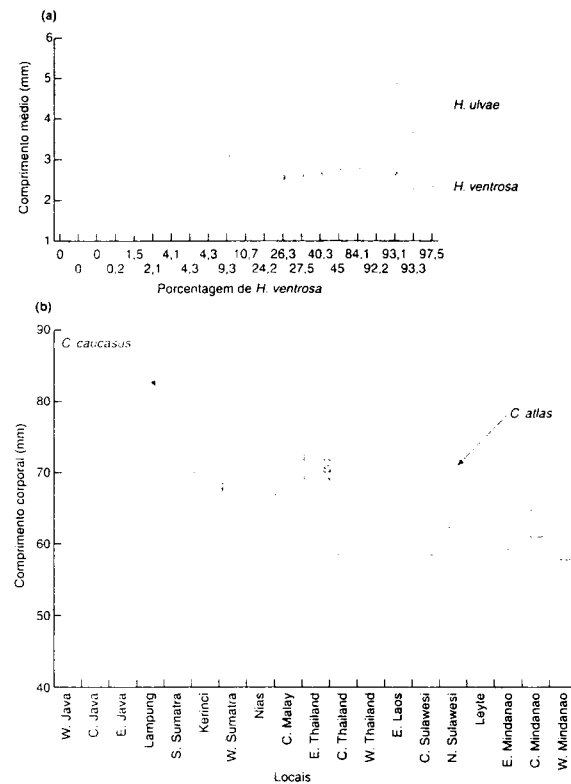



FIGURA 8.25 Deslocamento de caráter no tamanho corporal. (a) Caracóis do barro na Finlândia (comprimentos médios de *Hydrobia ulvae* e *H. ventrosa*, dispostos em ordem crescente da porcentagem de *H. ventrosa*) (segundo Saloniemi, 1993). (b) Besouros rinoceronte-gigante no sudeste do Ásia (comprimentos médios de *Chalcosoma caucasus* e *C. atlas*) (segundo Kawano, 2002). Em cada caso em alopatria, os tamanhos corporais se sobrepõem amplamente, mas em simpatria eles são significativamente diferentes.

nea no local de "duas espécies" (tratamentos 1 e 3; $P < 0,05$). Desse modo, o trevo da população de "duas espécies" praticamente não compete com *L. perenne* (com a qual coexiste), ao contrário do da população de "apenas trevo", e só o fez quando transplantado para o local de "duas espécies".

8.8.3 Experimentos de seleção

Para o experimentador, o modo mais direto de demonstrar os efeitos evolutivos da competição entre duas espécies consiste em induzir tais efeitos – impor a pressão de seleção (competição) e observar o resultado. Talvez seja surpresa que poucos são os experimentos desse tipo bem-sucedidos. Em alguns casos, uma espécie respondeu à pressão de seleção aplicada a uma segunda espécie competidora, aumentando sua "capacidade competitiva", no sentido de aumentar sua freqüência dentro de uma população conjunta. A Figura 8.27 mostra um conjunto com duas espécies de *Drosophila*. No entanto, tais resultados não evidenciam nada sobre os meios pelos quais esses aumentos aparentes foram alcançados (p. ex., se foi um resultado da diferenciação do nicho).

Para encontrar um exemplo de um aumento demonstrável na diferenciação do nicho que dá origem à coexistência de competidores em um experimento de seleção, devemos mudar da competição interespecífica no sentido mais estrito para a competição entre três tipos da mesma espécie de bactéria, *Pseudomonas fluorescens*, que se comportam como espécies separadas porque se reproduzem assexuadamente (Rainey e Trevisano, 1998). Os três tipos são

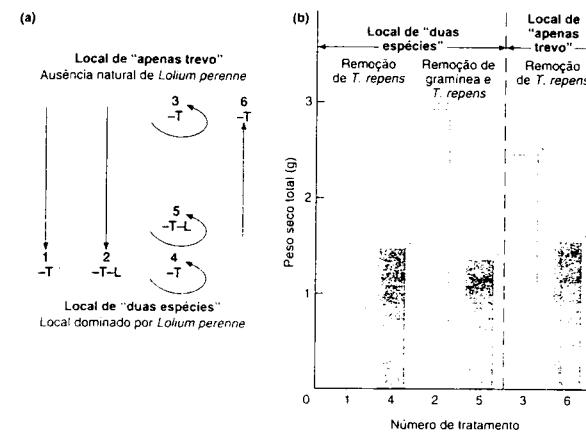



FIGURA 8.26 (a) Delineamento experimental para testar a evolução de *Trifolium repens* (T) em competição com *Lolium perenne* (L). As populações autóctones de *T. repens*, e às vezes também de *L. perenne*, foram removidas. *T. repens* foi removido da zona situada na base da seta e transplantado, ou replantado, na zona situada no topo da seta. Os números dos tratamentos correspondem aos utilizados por Connell (1980). (b) Os resultados deste experimento estão representados em termos do peso seco total por parcela, alcançado por *T. repens* nos diferentes tratamentos. Os níveis de significância para as comparações entre os pares são fornecidos no texto (segundo Turkington e Mehrhoff, 1990).

chamados de "liso" (SM, *smooth*), "rugoso" (*wrinkly spreader*) (WS) e "flocoso" (*fuzzy spreader*) (FS), com base na morfologia de suas colônias em placas com meio sólido. Em meio líquido, elas também ocupam partes bem diferentes do frasco de cultura (Figura 8.28a). Em frascos continuamente agitados, de modo a impossibilitar o estabelecimento de nichos separados para os tipos diferentes, uma cultura de indivíduos SM inicialmente pura manteve sua pureza (Figura 8.28b). Porém, na ausência de agitação, os mutantes WS e FS invadiram e se estabeleceram (Figura 8.28c). Além disso, foi possível determinar as capacidades competitivas dos tipos diferentes, quando raros, de invadir culturas puras dos outros tipos (Figura 8.2d). Cinco das seis possíveis invasões são favorecidas. É improvável que a exceção – WS repele a invasão de FS – que leve à eliminação de FS, pois este tipo pode invadir culturas de SM, que, por sua vez, pode invadir culturas de WS. Em geral, contudo, a seleção experimental do aumento da diferenciação do nicho entre espécies competidoras parece ser frustrantemente ilusória ou tristemente descuidada.

Pode-se imaginar que o progresso científico se produz fornecendo respostas às perguntas. De fato, o progresso muitas vezes consiste em substituir uma pergunta por outra, mais perti-

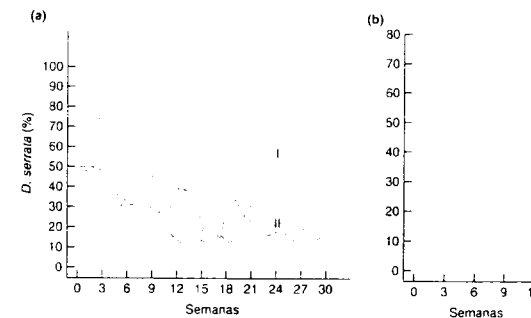



FIGURA 8.27 Aparente evolução da capacidade competitiva em *Drosophila serrata*. (a) Das duas populações experimentais que coexistem (e competem) com *D. nebulosa*, uma (I) teve um aumento nítido de sua freqüência após cerca de 20 semanas. (b) Os indivíduos dessa população posteriormente se desenvolveram melhor em competição com *D. nebulosa* ([ ] = média de cinco populações) do que os indivíduos da população II ([ ] = média de cinco) ou do que os indivíduos da mesma cepa que não haviam sido previamente submetidos à competição interespecífica ([ ] = média de cinco) (segundo Ayala, 1969).

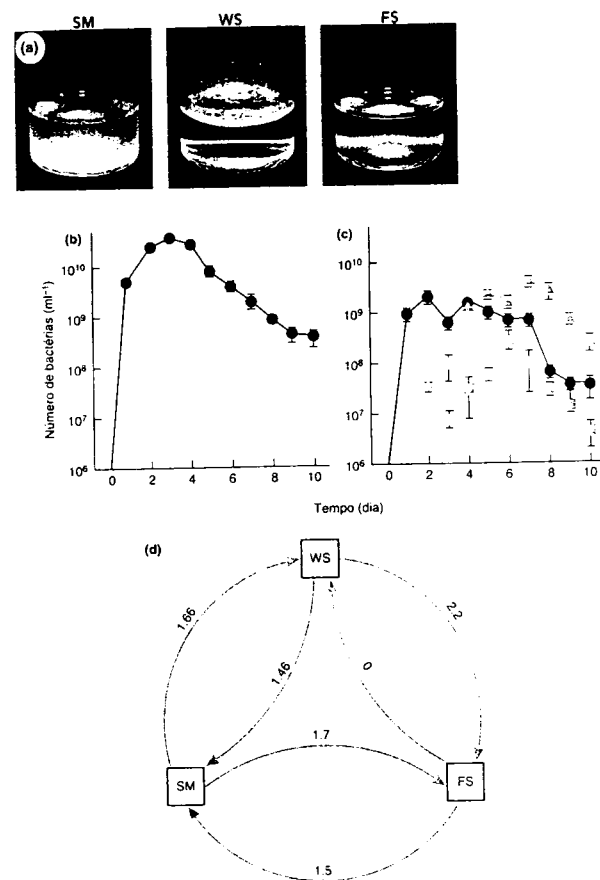



FIGURA 8.28 (a) As culturas puras de três tipos da bactéria *Pseudomonas fluorescens* (liso = SM; rugoso [*wrinkly spreader*] = WS; e flocoso [*fuzzy spreader*] = FS) concentram seu crescimento em partes diferentes de um meio de cultura líquido. (b) Em frascos de cultura agitados, são mantidas as culturas SM puras. As barras representam os erros-padrão. (c) Entretanto, nos frascos não-agitados, com culturas inicialmente puras de SM (●), mutantes de WS (▲) e FS (■) surgem, invadem e se estabelecem. As barras representam os erros-padrão. (d) Capacidades competitivas (taxas relativas de aumento) quando um tipo inicialmente raro (base da seta) invade uma colônia pura de um outro tipo (topo da seta). Portanto, valores > 1 indicam capacidade de invadir (competidor superior, quando raro), e valores < 1, incapacidade (segundo Rainey e Trevisano, 1998. Reproduzido com permissão do periódico Nature).

nente e mais desafiadora. Nesta seção, tratamos de um contexto em que este é o caso: as perguntas sobre *quão* diferentes são os competidores coexistentes e que grau de distinção deve haver entre espécies coexistentes para que a competição não leve à eliminação de uma delas.

O modelo de Lotka-Volterra prevê uma coexistência estável de competidores em situações em que a competição interespecífica é, para ambas as espécies, menos importante do que a competição intra-específica. É evidente que a diferenciação dos nichos tenderá a concentrar mais os efeitos competitivos dentro das espécies do que entre elas. Portanto, pode-se considerar que o modelo de Lotka-Volterra e o Princípio de Exclusão Competitiva indicam que *qualquer* grau de diferenciação dos nichos permitirá a coexistência estável dos competidores. Dessa forma, em uma tentativa de descobrir se isso era "verdadeiro", a pergunta "é necessário que sejam diferentes para coexistir de forma estável?" foi um poderoso estímulo para as mentes dos ecólogos durante a década de 1940 (Kingsland, 1985).

Contudo, atualmente é fácil reconhecer que a pergunta não é apropriada, pois não define de forma precisa o significado de "diferentes". Vimos alguns exemplos em que a coexistência dos competidores está aparentemente associada a um certo grau de diferenciação dos nichos, mas, se examinarmos com mais atenção, verificaremos que todas as espécies que coexistem são diferentes – sem que isso tenha qualquer relação com a competição. Portanto, uma pergunta mais pertinente seria "existe um grau mínimo de diferenciação dos nichos que deva ser superado para a ocorrência de uma coexistência estável?", ou seja, existe um limite para a semelhança de espécies coexistentes?

Uma tentativa influente de responder a essa pergunta, quanto à competição de exploração e baseada em variantes do modelo de Lotka-Volterra, foi iniciada por MacArthur e Levins (1967) e desenvolvida por May (1973). Analisada de maneira retrospectiva, tal abordagem certamente está aberta a questionamento (Abrams, 1983). Contudo, se examinarmos primeiro essa abordagem e então suas objeções, poderemos aprender muito a respeito do "problema da semelhança limitante". Aqui, mais uma vez, os modelos podem ser instrutivos sem ser "corretos".

um modelo simples proporciona uma resposta simples

Imaginemos três espécies competindo por um recurso unidimensional e de distribuição contínua; o tamanho do alimento é um exemplo claro disso. Cada espécie possui seu nicho efetivo próprio nessa dimensão única, que pode ser representado por uma curva de utilização de recursos (Figura 8.29). A taxa de consumo de cada espécie é máxima no centro do seu nicho e cai até zero em ambas as extremidades, e quanto mais as curvas de utilização das espécies adjacentes se sobrepõem, tanto mais tais espécies competem. Na verdade, admitindo que as curvas sejam distribuições "normais" (no sentido estatístico) e que as espécies diferentes tenham curvas de forma similar, o coeficiente de competição (aplicável a ambas as espécie adjacentes) pode ser expresso pela seguinte fórmula:

$$\alpha = e^{-d^2/4w^2} \tag{8.18}$$

em que w é o desvio-padrão (ou, aproximadamente, a "largura relativa") das curvas e d é a distância entre os picos adjacentes. Assim, α é muito pequena quando existe uma separação considerável entre as curvas adjacentes ($d/w >> 1$; Figura 8.29a) e fica perto da unidade à medida que as curvas se aproximam uma da outra ($d/w < 1$; Figura 8.29b).

Que grau de sobreposição das curvas adjacentes é compatível com a coexistência estável? Suponhamos que duas espécies periféricas tenham a mesma capacidade de suporte (K_1, que representa a adequabilidade dos recursos disponíveis para as espécies 1 e 3) e consideremos a coexistência de outra espécie entre elas (capacidade de suporte K_2). Quando d/w tem um valor baixo (α tem valor elevado e as espécies são similares), as condições para a coexistência são extremamente restritivas em termos da razão $K_1 : K_2$, mas essas restrições desaparecem rapidamente à medida que d/w se aproxima da unidade e a supera (Figura 8.30). Em outras palavras, a coexistência é possível quando d/w é baixo, mas somente se as adequabilidades do ambiente para cada espécie estiverem muito bem-equilibradas. Além disso, se supormos que o ambiente varie, então as flutuações provocarão variações na razão $K_1 : K_2$, e a coexistência agora só será possível se houver uma ampla gama de razões $K_1 : K_2$ que levem à estabilidade, isto é, se, aproximadamente, $d/w > 1$.

... que quase certamente é errada

Esse modelo, portanto, sugere que *existe* um limite para a semelhança dos competidores coexistentes e que tal limite é estabelecido pela condição $d/w > 1$. São essas as respostas corretas? De fato, parece pouco provável que exista um limite universal de similaridade, ou mesmo um que seja amplamente aplicável e que se possa expressar de uma maneira tão simples como $d/w > 1$. Abrams (1976, 1983) enfatizou que os modelos de competição em várias dimensões, com curvas alternativas de utilização de recursos, entre outros, levam a limites de similaridade alternativos, e muitas vezes a valores d/w muitos mais baixos, compatíveis com coexistência estável e sólida. Em outras palavras, "$d/w > 1$" é uma propriedade

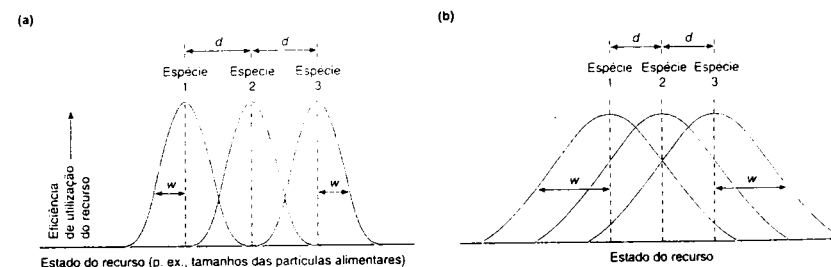



FIGURA 8.29 Curvas de utilização do recurso para três espécies que coexistem ao longo de um espectro unidimensional de um recurso. d é a distância entre os picos de curvas adjacentes e w é o desvio-padrão das curvas. (a) Nichos estreitos com pouca sobreposição ($d > w$), isto é, com uma competição interespecífica relativamente pequena. (b) Nichos mais amplos com maior sobreposição ($d < w$), ou seja, com uma competição interespecífica relativamente intensa.

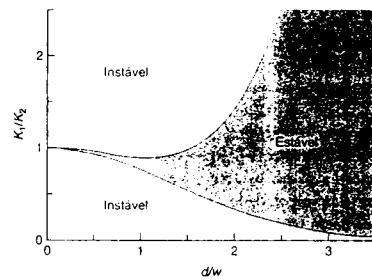



FIGURA 8.30 Gama de características favoráveis do hábitat (indicadas pelas capacidades de suporte K_1 e K_2, em que $K_1 = K_3$) que permite uma comunidade de três espécies em equilíbrio com diversos graus de sobreposição dos nichos (d/w) (segundo May, 1973).

de um tipo de modelo de análise, mas não de outros e, assim, não da natureza como um todo. Além disso, já vimos que por causa da heterogeneidade ambiental e da competição aparente, entre outros, a competição de exploração e qualquer diferenciação de nicho a ela associada não constituem necessariamente toda a história quando se trata da coexistência dos competidores. Isso também representa um argumento contra a idéia de um limite universal.

Por outro lado, as informações gerais fornecidas por esses modelos iniciais ainda são válidas, a saber: (i) no mundo real, com toda sua variabilidade intrínseca, provavelmente *existem* limites à similaridade de organismos coexistentes que mostram competição de exploração; e (ii) tais limites refletirão não apenas as diferenças entre as espécies, mas também a variabilidade dentro delas, a natureza do recurso, o tipo de curva de utilização, etc.

Porém, é realmente a pergunta sobre a similaridade limitante a melhor que se pode propor? Queremos compreender o grau de diferenciação do nicho entre as espécies coexistentes. Se as espécies estivessem sempre dispostas da forma mais ajustada possível, então presumivelmente elas difeririam pela mínima (limitante) quantidade. Mas por que deveriam fazê-lo dessa maneira? Voltamos, mais uma vez, à distinção entre as conseqüências ecológicas e as conseqüências evolutivas da competição (Abrams, 1990). Os efeitos ecológicos consistem em que as espécies com nichos "inapropriados" serão eliminadas (ou repelidas, se tentarem invadir), e a pergunta sobre a similaridade limitante fica reduzida a: quantas espécies podem ser "amontoadas"? Todavia, os competidores coexistentes também podem evoluir. Em geral, observamos os efeitos ecológicos ou uma combinação de efeitos ecológicos e evolutivos? Eles diferem? Não podemos tentar responder à primeira pergunta sem responder à segunda, e a resposta a esta última parece ser, talvez inevitavelmente, "depende". Modelos distintos, baseados em diferentes mecanismos subjacentes do processo competitivo, prevêem que a evolução leva a nichos mais amplamente espaçados, a nichos reunidos de maneira mais compacta ou a uma disposição de nichos bastante semelhante àquelas previstas pelos processos ecológicos por si só (Abrams, 1990).

Portanto, desta discussão emergem dois pontos. O primeiro é que ela tem sido inteiramente teórica. Isso é um reflexo do segundo ponto, em que temos observado progresso – mas em termos de perguntas sucessivas que substituem as anteriores, em vez de respondê-las. Os dados proporcionam respostas – o que temos observado é um refinamento das perguntas. Parece que, em última instância, as tentativas para responder às questões referentes à "similaridade de nicho" têm de ser postergadas até que saibamos mais sobre as distribuições de recursos, as curvas de utilização e, de maneira mais geral, os mecanismos subjacentes na competição de exploração. A estes pontos é que voltaremos a seguir.

8.10 Diferenciação do nicho e mecanismos de exploração

A despeito de todas as dificuldades para estabelecer uma conexão direta entre a competição interespecífica e a diferenciação dos nichos, não há dúvida de que esta última é muitas vezes a base da coexistência das espécies.

a diferenciação dos nichos...

Os nichos podem ser diferenciados de muitas maneiras. Uma delas é a partição dos recursos ou, de modo mais geral, a utilização diferencial dos recursos. Isso pode ser observado quando algumas espécies que vivem exatamente no mesmo hábitat utilizam, todavia, recursos diferentes. Uma vez que a maioria dos recursos dos animais são os indivíduos de outras espécies (dos quais há literalmente milhões de tipos) ou partes de indivíduos, em princípio não há dificuldade em imaginar como os animais competidores podem repartir tais recursos entre si. As plantas, por outro lado, têm necessidades muito semelhantes dos mesmos recursos potencialmente limitados (ver Capítulo 3), e existe uma margem muito menos aparente para a partição dos mesmos (mas ver a seguir).

... é fácil de imaginar em animais, mas menos em vegetais...

Em muitos casos, os recursos usados por espécies ecologicamente similares estão separados espacialmente. A utilização diferencial dos recursos então será expressa na diferenciação de micro-hábitat entre as espécies (p. ex., espécies diferentes de peixes alimentando-se em profundidades distintas) ou mesmo na diferença na distribuição geográfica. De forma alternativa, a disponibilidade dos diferentes recursos pode estar separada no tempo; por exemplo, os diferentes recursos podem estar disponíveis em distintos momentos do dia em diferentes estações do ano. O uso diferencial dos recursos pode então ser expresso como uma separação temporal entre as espécies.

... baseada nos recursos e nas condições

Outra maneira importante de os nichos se diferenciarem baseia-se nas condições (Wilson, 1999). Duas espécies podem utilizar exatamente os mesmos recursos, mas se sua capacidade para fazê-lo é influenciada pelas condições ambientais (como costuma acontecer), e se elas respondem de forma diferentes a tais condições, então cada uma pode ser competitivamente superior em ambientes distintos. Isso também pode expressar-se como uma diferenciação de micro-hábitats, uma diferença na distribuição geográfica ou uma separação temporal, dependendo se as condições apropriadas variam em uma escala espacial reduzida, em uma escala espacial ampla ou com o tempo. Naturalmente, em vários casos (em especial com vegetais) não é fácil distinguir entre condições e recursos (ver Capítulo 3). Os nichos podem ser diferenciados então tendo por base um fator (como a água) que é tanto um recurso quanto uma condição.

separação espacial e temporal

Existem muitos exemplos de separação, no espaço ou no tempo, de espécies competidoras, envolvendo tanto plantas como animais. Por exemplo, os girinos de duas espécies de anuros (*Hyla crucifer* e *Bufo woodhousii*) de New Jersey, EUA, possuem uma defasagem em seus períodos de alimentação de cerca de 4 a 6 semanas em cada ano, aparentemente associada a respostas diferenciais às condições ambientais e não às mudanças sazonais dos recursos (Lawler e Morin, 1993). Duas espécies coexistentes de camundongos espinhosos de desertos rochosos de Israel exibem uma separação diária: *Acomys cahirinus* é noturna e *A. russatus* é diurna, embora a última se torne noturna se sua congênere for removida (Jones *et al.*, 2001). Dois besouros da casca, *Ips duplicatus* e *I. typographus*, consumidores do floema do espruce da Noruega, encontram-se separados em seus locais de alimentação em um escala espacial muito pequena, segundo o diâmetro do tronco, embora o motivo desse comportamento não esteja de todo esclarecido (Schlyter e Anderbrandt, 1993). Todavia, é entre as plantas e outros organismos sésseis que as separações espaciais e temporais provavelmente sejam de importância particular, por causa da sua margem limitada para a utilização diferencial dos recursos no mesmo local e no mesmo instante (ver Harper, 1977). Entretanto, como sempre, uma coisa é demonstrar que as espécies diferem em sua distribuição espacial ou temporal e outra bastante diferente é provar que isso tem algo a ver com a competição. As taboas da Seção 8.3.3 proporcionam um exemplo de plantas que competem e estão separadas espacialmente. Outro exemplo é apresentado na Figura 8.31, a respeito das espécies anuais *Sedum smallii* e *Minuartia uniflora* que dominam a vegetação que cresce sobre afloramentos graníticos no sudeste dos EUA. As plantas adultas exibem uma zonação especialmente clara associada à profundidade do solo (por sua vez, bastante correlacionada com a umidade do solo), e os resultados experimentais reforçam a hipótese de que é a competição, e não as meras diferenças de tolerância, que dá origem a essa zonação.

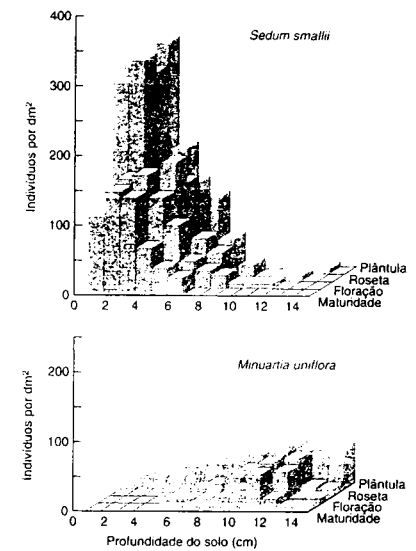



FIGURA 8.31 Zonação de indivíduos, de acordo com a profundidade do solo, de duas espécies vegetais anuais, *Sedum smallii* e *Minuartia uniflora*, em quatro estágios do ciclo de vida (segundo Sharitz e McCormick, 1973).

Contudo, a descrição do resultado da competição – "uma espécie coexiste com ou exclui a outra" – e mesmo sua associação com a diferenciação do nicho, seja baseada nos próprios recursos ou nas condições ou em meras diferenças espaciais ou temporais, na realidade nos propicia pouco entendimento do processo competitivo. Como temos repetidamente observado neste capítulo, é por isso que devemos enfocar mais os mecanismos da exploração. *Como*, exatamente, uma espécie pode levar vantagem sobre outra na exploração e na competição? *Como* dois consumidores podem coexistir a partir de dois recursos limitantes, quando ambos são absolutamente essenciais para os dois consumidores?

Além disso, como Tilman (1990) salientou, enquanto o monitoramento da dinâmica das populações de duas espécies competidoras pode fornecer um certo poder de previsão para a próxima vez que compitam, não será de grande ajuda para prever como cada uma reagiria contra uma terceira espécie. Por outro lado, se compreendermos a dinâmica da interação de todas as espécies com seus recursos limitantes que compartilham, então poderíamos ser capazes de prever o resultado da competição de exploração entre qualquer par delas. Portanto, voltamos agora a algumas tentativas para explicar a coexistência de

espécies que competem pelos recursos limitantes e que explicitamente consideram não apenas a dinâmica das espécies competidoras, mas também a dinâmica dos próprios recursos. Mais do que entrar nos detalhes dos modelos, examinaremos seus aspectos gerais e algumas das conclusões mais importantes.

8.10.1 Exploração de um único recurso

Tilman (1990) mostra, para diversos modelos, o que foi demonstrado empiricamente na seção 8.2.6, que, quando duas espécies competem mediante exploração por um recurso limitante, o resultado é determinado pela espécie exploradora capaz de reduzir o recurso até a concentração de equilíbrio mais baixa, R^*. (De modo satisfatório para a competição aparente o inverso é verdadeiro: a presa ou hospedeiro capaz de sustentar a abundância maior de predadores ou parasitos é o vencedor [ver, por exemplo, Begon e Bowers, 1995] – uma previsão que vimos confirmada na Figura 8.17).

Modelos distintos, baseados em detalhes diferentes sobre o mecanismo de exploração, originam diferentes fórmulas para R^*, mas mesmo o modelo mais simples é revelador, proporcionando:

$$R_i^* = m_i C_i / (g_i - m_i) \quad (8.19)$$

Em que m_i é a taxa de mortalidade ou de perda da espécie consumidora i; C_i é a concentração do recurso na qual a espécie i alcança a taxa de crescimento e reprodução por unidade de biomassa (taxa relativa de aumento, TRA), que é igual à metade de sua TRA máxima (C_i é, desse modo, a mais elevada nos consumidores que necessitam de mais recurso para crescer rapidamente); e g_i é a TRA máxima alcançável pela espécie i. Isso sugere que os competidores exploradores bem-sucedidos (R_i^* baixa) são aqueles que combinam a eficiência de utilização do recurso (C_i baixa), taxas de perdas baixas (m_i baixa) e taxas de aumento altas (g_i alta). Por outro lado, é possível que um organismo não possa combinar, digamos, C_i baixa com g_i alta. O crescimento de uma planta será mais estimulado pela destinação de matéria e energia para suas folhas e para a fotossíntese – mas, para intensificar sua eficiência na utilização de nutrientes, ela deveria destiná-los às raízes. Uma leoa seria mais capaz de subsistir com densidades baixas de presas mediante a velocidade e a maneabilidade – mas isso seria difícil, pois com freqüência ela aumenta de peso por causa das gestações. Por isso, a compreensão do êxito na competição de exploração pode exigir, em última instância, a compreensão de como os organismos alcançam uma relação (*trade off*) entre características que originam valores baixos de R^* e características que favorecem outros aspectos da eficácia biológica.

Um teste raro dessas idéias é proporcionado pelo trabalho de Tilman sobre plantas terrícolas competindo por nitrogênio (Tilman e Wedin, 1991a, 1991b). Cinco espécies de gramíneas foram cultivadas isoladamente sob uma gama de condições ambientais, que, por sua vez, originaram uma gama de concentrações de nitrogênio. Duas espécies, *Schizachyrium scoparium* e *Andropogon gerardi*, reduziram consistentemente as concentrações de nitrato e amônio nas soluções do solo a valores mais baixos do que os alcançados pelas outras três espécies (em todos os solos, exceto naqueles com níveis muito mais altos de nitrogênio). Das outras três espécies, *Agrostis scabra* deixou concentrações mais altas do que as outras duas, *Agropyron repens* e *Poa pratensis*. Quando *A. scabra* cresceu com *A. repens*, *S. scoparium* e *A. gerardi*, os resultados, especialmente em concentrações baixas de nitrogênio, onde era mais provável que esse elemento fosse limitante, estiveram de acordo com a teoria da competição de exploração (Figura 8.32). Sempre ganhou a espécie capaz de reduzir o nitrogênio à concentração mais baixa – *A. scabra* foi sempre deslocada competitivamente. Um resultado semelhante foi obtido para o geco (*Hemidactylus frenatus*), uma espécie de lagartixa insetívora noturna invasora de hábitats urbanos na bacia do Pacífico, onde é responsável por declínios populacionais do geco nativo *Lepidodactylus lugubris*. Petren e Case (1996) verificaram que os insetos representam um recurso limitante para ambas as espécies. Em recintos experimentais fechados, *H. frenatus* é capaz de exaurir os recursos (insetos) a níveis mais baixos do que *L. lugubris*, sendo que, em conseqüência, esta última sofre reduções na condição corporal, na fecundidade e na sobrevivência.

Voltando às gramíneas de Tilman, as cinco espécies foram escolhidas de vários pontos de uma seqüência de sucessão típica de campos abandonados em Minnesota (Figura 8.33a), e é evidente que as melhores competidoras por nitrogênio são as encontradas mais tarde na seqüência. Estas espécies, e em particular *S. scoparium* e *A. gerardi*, tinham alocações mais altas para as raízes, mas taxas de crescimento vegetativo acima da superfície do solo e alocações reprodutivas mais baixas (p. ex., Figura 8.33b). Em outras palavras, elas alcançaram valores baixos de R^* mediante uma alta eficiência de utilização de recursos que as suas raízes proporcionavam (C_i baixa, Equação 8.19), embora pareça que pagaram por isso com uma redução nas taxas de crescimento e reprodução (g_i mais baixa). De fato, levando em conta todas as espécies, um máximo de 73% da variância na concentração final de nitrato no solo era explicada pelas variações da massa de raízes (Tilman e Wedin, 1991a). Portanto, parece que nessa seqüência de sucessão (ver Seção 16.4 para uma discussão mais aprofundada sobre sucessão) as espécies que crescem e se reproduzem mais rápido são substituídas por exploradoras e competidoras eficientes e poderosas.

8.10.2 Exploração de dois recursos

Tilman (1982, 1986; ver também Seção 3.8) também considerou o que acontece quando dois organismos competem por dois recursos. Iniciando com a competição *intra*-específica, podemos definir uma isolinha de crescimento zero para uma espécie utilizando dois recursos essenciais (ver Seção 3.8). Essa isolinha é o limite entre as combinações de recursos que permitem a sobrevivência e a reprodução da espécie e as combinações de recursos que não permitem (Figura 8.34). Portanto, ela representa o limite do nicho da espécie nessas duas dimensões. Para os presentes propósitos, podemos ignorar as complicações da sobrecompensação, do caos, etc., e assumir que a competição intra-específica leva a população a um equilíbrio estável. Aqui, contudo, o equilíbrio tem dois componentes: tanto o tamanho da população como os níveis de recursos deveriam permanecer constantes. O tamanho da população é constante (por definição) em todos os pontos da isolinha, e Tilman estabeleceu que existe apenas um ponto da isolinha em que os níveis de recursos são também constantes (ponto S^* na Figura 8.34). Este ponto, que é o equivalente de R^* quando existem dois recursos, representa um balanço entre o consumo de recursos pelo consumidor (que leva as concentrações dos recursos para a parte inferior esquerda da figura) e a renovação natural dos recursos (que leva as concentrações para a parte superior direita). De fato, na ausência do consumidor, a renovação levaria as concentrações dos recursos até o "ponto de oferta", mostrado na figura.

Para passar da competição intra-específica para a *inter*específica, é necessário sobrepor as isolinhas de duas espécies no mesmo diagrama (Figura 8.35). As duas espécies presumivelmente terão taxas de consumo diferentes, mas continuará havendo um só ponto de oferta. O resultado depende da posição desse ponto de oferta.

Na Figura 8.35a, a isolinha da espécie A se situa mais próxima a ambos os eixos do que a isolinha da espécie B. O ponto de oferta pode ser encontrado em três regiões. Caso se encontre na região 1, abaixo das isolinhas de ambas as espécies, nunca haveria recursos suficientes e nenhuma das espécies sobreviveria. Caso se encontre na região 2, abaixo da isolinha da espécie B e acima da isolinha da espécie A, a espécie B não seria capaz de sobreviver, e o sistema se equilibraria sobre a isolinha da espécie A. Caso o ponto de oferta se encontre na região 3, o sistema se equilibraria igualmente sobre a isolinha da espécie A. De maneira análoga ao caso de um único recurso, a espécie A excluiria competitivamente a espécie B, devido à sua capacidade de explorar ambos os recursos até os níveis em que a

FIGURA 8.32 Resultados de experimentos de competição em que *Agrostis scabra* (linhas pretas) foi deslocada competitivamente por (a) *Schizachyrium scoparium*, (b) *Andropogon geradi* e (c) *Agropyron repens* (linhas cor de laranja), a dois níveis de nitrogênio (ambos baixos) e em função da densidade inicial de semeadura: 20%, 50% ou 80%. Em todos os casos, *A. scabra* exibiu valores mais baixos de R^* para nitrato e amônio (ver texto). O deslocamento foi mais lento em (c), na qual o diferencial era menos marcado (segundo Tilman e Wedin, 199b).

FIGURA 8.33 (a) Abundâncias relativas de cinco espécies de gramíneas durante as sucessões de campos abandonados em Cedar Creek Natural History Area, Minnesota, EUA. (b) As razões raiz: parte aérea geralmente foram mais altas para as espécies encontradas mais tarde na sucessão e declinaram à medida que o nitrogênio do solo aumentava (segundo Tilman e Wedin, 1991a).

espécie B não poderia sobreviver. Naturalmente, o resultado seria o inverso, se as posições das isolinhas fossem invertidas.

Na Figura 8.35b, as isolinhas das duas espécies se sobrepõem e existem seis regiões em que o ponto de oferta poderia ser encontrado. Os pontos da região 1 se encontram abaixo das duas isolinhas e não permitiriam a existência de nenhuma das duas espécies; os da região 2 estão abaixo da isolinha da espécie B e permitiriam a existência apenas da espécie A; e os da região 6 se encontram abaixo da isolinha da espécie A e permitiriam a existência apenas da espécie B. As regiões 3, 4 e 5 se localizam dentro dos nichos fundamentais de ambas as espécies. Contudo, o resultado da competição depende da região em que o ponto de oferta está situado.

A região mais crucial da Figura 8.35b é a 4. Para os pontos de oferta situados nela, os níveis de recursos são tais que a espécie A se encontra mais limitada pelo recurso X do que pelo recurso Y, enquanto a espécie B é mais limitada pelo recurso Y do que pelo X. Todavia, a espécie A consome mais X do que Y, ao passo que a espécie B consome mais Y do que X. Uma vez que cada espécie consome mais do recurso que limita mais o seu próprio crescimento, o sistema se equilibra na intersecção das duas isolinhas, e esse equilíbrio é estável: as espécies coexistem.

Trata-se de diferenciação dos nichos, mas de um tipo sutil. Em vez de as duas espécies explorarem recursos diferentes, a espécie A se autolimita desproporcionalmente pela sua exploração do recurso X, enquanto a espécie B se autolimita desproporcionalmente pela sua exploração do recurso Y. O resultado é a coexistência das espécie competidoras. Para os pontos de oferta da

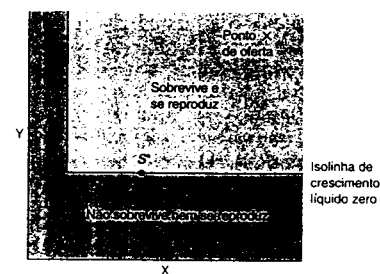



FIGURA 8.34 Isolinha de crescimento zero de uma espécie potencialmente limitada por dois recursos (X e Y), que separa as combinações de recursos que permitem a sobrevivência e a reprodução da espécie daquelas que não permitem. Neste caso, a isolinha é retangular porque X e Y são recursos essenciais (ver Seção 3.8.1). O ponto *S** é o único da isolinha em que também não existe mudança líquida das concentrações dos recursos (o consumo e a renovação são iguais e opostos). Na ausência do consumidor, a renovação do recurso levaria a concentrações dos recursos até o "ponto de oferta" mostrado.

região 3, ao contrário, ambas as espécies são mais limitadas por Y do que por X. Porém, a espécie A pode reduzir o nível de Y a um ponto de sua própria isolinha abaixo da isolinha de B, onde esta espécie não pode existir. De maneira contrária, para os pontos de oferta da região 5, ambas as espécies são mais limitadas por X do que por Y, mas a espécie B reduz o nível de X a um ponto abaixo da isolinha da espécie A. Assim, nas regiões 3 e 5, a oferta de recursos favorece uma espécie ou a outra e há exclusão competitiva.

Parece então que as duas espécies podem competir por dois recursos e coexistir, desde que duas condições sejam cumpridas.

1. O hábitat (isto é, o ponto de oferta) deve ser tal que uma das espécies seja mais limitada por um recurso e a outra espécie por outro recurso.
2. Cada espécie deve consumir mais do recurso que limita seu próprio crescimento. Assim, é possível, em princípio, compreender a coexistência de plantas competidoras com base na utilização diferencial dos recursos. A chave parece ser uma consideração explícita da dinâmica dos recursos, bem como da dinâmica das espécies competidoras. Como em outros casos de coexistência por diferenciação dos nichos, a essência baseia-se no fato de que, para ambas as espécies, a competição intra-específica é uma força mais poderosa do que a competição interespecífica.

A melhor evidência da validade do modelo procede do trabalho experimental de laboratório do próprio Tilman sobre a competição entre as diatomáceas *Asterionella formosa* e *Cyclotella meneghiniana* (Tilman, 1977). Para ambas as espécies, Tilman observou diretamente as taxas de consumo e as isolinhas para o fosfato e os silicatos. Ele utilizou esses dados para prever o resultado da competição com uma gama de pontos de oferta dos recursos (Figura 8.35). Finalmente, ele efetuou vários experimentos de competição com diversos pontos de oferta, cujos resultados estão ilustrados na Figura 8.36. Na maioria dos casos, os resultados confirmaram as previsões. Nos dois casos em que não se ajustaram, os pontos de oferta estavam muito próximos ao limite regional. Portanto, os resultados são alentadores. Contudo, foi muito difícil transferir essa

FIGURA 8.35 (a) Exclusão competitiva: a isolinha da espécie A (isolinha de crescimento líquido zero, ICLZ$_A$) situa-se mais próxima aos eixos dos recursos do que a isolinha da espécie B (ICLZ$_B$). Se o ponto de oferta do recurso se encontra na região 1, nenhuma das espécies pode existir. Porém, se o ponto de oferta do recurso está na região 2 ou na região 3, a espécie A reduz as concentrações dos recursos até um ponto da sua própria isolinha (em que a espécie B não pode sobreviver nem reproduzir-se): a espécie A exclui a espécie B. (b) Coexistência potencial de dois competidores limitados por dois recursos essenciais. As isolinhas das espécies A e B se sobrepõem, produzindo seis regiões de interesse. Com os pontos de oferta na região 1, nenhuma das espécies pode existir; com os pontos nas regiões 2 e 3, a espécie A exclui a espécie B; e com os pontos nas regiões 5 e 6, a espécie B exclui a espécie A. A região 4 contém pontos de oferta situados entre os limites definidos pelas duas linhas tracejadas. Com os pontos de oferta na região 4, as duas espécie coexistem. Para mais detalhes, ver o texto.

FIGURA 8.36 As isolinhas observadas e os vetores de consumo de duas espécies de diatomáceas, *Asterionella formosa* e *Cyclotella meneghiniana*, foram utilizados para prever o resultado da competição entre elas por silicatos e fosfatos. As previsões foram depois testadas em uma série de experimentos, cujos resultados estão representados pelos símbolos explicados na legenda. A maioria dos experimentos confirmou as previsões, com exceção de dois casos situados junto ao limite regional (segundo Tilman, 1977, 1982).

abordagem do laboratório, onde os pontos de oferta podem ser manipulados, para as populações naturais, onde é impraticável a manipulação e praticamente impossível a estimativa dos pontos de oferta (Sommer, 1990). Existe uma necessidade considerável de consolidação e extensão desse trabalho a outros tipos de vegetais e animais.

8.10.3 Exploração de mais do que dois recursos

Vimos como as espécies de diatomáceas podem coexistir no laboratório explorando dois recursos limitantes comuns. De fato, a teoria sobre competição de recursos de Tilman prevê que a diversidade de espécies coexistentes deve ser proporcional ao número total de recursos em níveis fisiológicos limitantes de um sistema: quanto mais limitantes são os recursos, mais os competidores coexistem. Interlandi e Kilhan (2001) testaram essa hipótese diretamente em três lagos da região de Yellowstone de Wyoming, EUA, utilizando um índice (índice de Simpson) da diversidade de espécies do fitoplâncton (diatomáceas e outras espécies). Se uma espécie depende de si própria, o índice é igual a 1; em um grupo de espécies em que a biomassa é bastante dominada por uma única espécie, o índice ficará próximo a 1; quando a biomassa de duas espécies coexistentes se iguala, o índice é 2; etc. De acordo com a teoria da competição por recursos, portanto, esse índice deveria aumentar em proporção direta ao número de recursos limitantes do crescimento. A Figura 8.37 apresenta os padrões espaciais e temporais da diversidade fitoplanctônica nos três lagos, para 1996 e 1997. Os principais recursos limitantes ao crescimento do fitoplâncton são o nitrogênio, o fósforo, o silício e a luz. Esses parâmetros foram medidos nas mesmas profundidades e simultaneamente às amostragens do fitoplâncton; foi observado onde e quando qualquer um dos fatores limitantes *potenciais realmente* ocorreu em níveis abaixo dos limites limiares para o crescimento. Em conformidade com a teoria da competição por recursos, a diversidade em espécies cresceu à medida que a quantidade de recursos em níveis fisiologicamente limitantes aumentou (Figura 8.38).

Esses resultados sugerem que mesmo nos ambientes altamente dinâmicos de lagos, onde as condições de equilíbrio são raras, a competição por recursos desempenha um papel na contínua estruturação da comunidade fitoplanctônica. É animador que os resultados de experimentos executados no mundo artificial do laboratório repercutam em um ambiente natural muito mais complexo.

Nosso exame da competição interespecífica é concluído com a convicção de que necessitamos compreender muito mais a respeito dos mecanismos subjacentes às interações entre consumidores e seus recursos. Se esses recursos são vivos, normalmente nos referimos a tais interações como predação; e se eles já foram vivos, mas agora estão mortos, nos referimos a elas como detritivoria. Portanto, poderia parecer que a distinção normalmente feita entre competição e predação é artificial, em um sentido bastante real (Tilman, 1990). Não obstante, tendo tratado aqui da competição, em uma série separada de capítulos, voltaremos à predação e à detritivoria.

Na competição interespecífica, os indivíduos de uma espécie sofrem redução na fecundidade, no crescimento ou na sobrevivência, como conseqüência da exploração de recursos ou interferência por indivíduos de outra espécie. As espécies competidoras podem excluir uma outra de hábitats particulares, de modo que elas não coexistam, ou podem coexistir, talvez mediante a utilização do hábitat de maneiras um pouco diferentes. A competição interespecífica é muitas vezes altamente assimétrica.

Embora as espécies possam não estar competindo no presente, seus ancestrais podem ter sido competidores.As espécies podem ter desenvolvido características que garantem que elas compitam menos, ou nem compitam, com outras espécies. Além disso, as espécies cujos nichos se diferenciaram

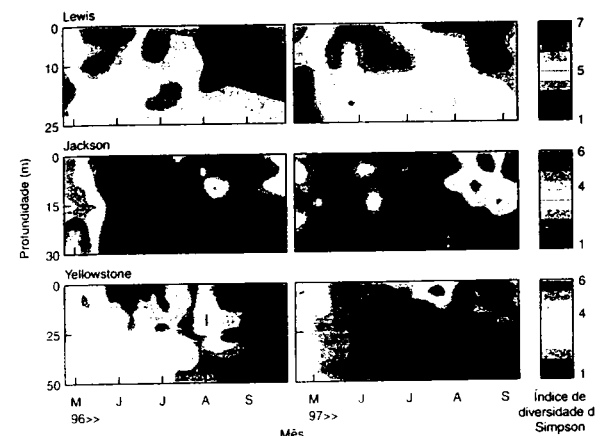



FIGURA 8.37 Variação na diversidade em espécies fitoplanctônicas (índice de Simpson) em dois anos, de acordo com a profundidade de três lagos grandes na região de Yellowstone, EUA. O sombreado indica variação em profundidade-tempo, em um total de 712 amostras discretas: a áreas em laranja-escuro denotam diversidade em espécies alta e as áreas em cinza indicam diversidade em espécies baixa (segundo Interlandi e Kilham, 2001).

FIGURA 8.38 Diversidade fitoplanctônica (índice de Simpson; média ± EP) associada a amostras com quantidades diferentes de medições de recursos limitantes. Foi possível executar esta análise de 221 amostras a partir daquelas exibidas na Figura 6.14. É apresentado o número de amostras (*n*) em cada classe de recursos limitantes (de Interlandi e Kilham, 2001).

podem ter evoluído independentemente e, de fato, nunca terem competido, no presente ou no passado. Uma manipulação experimental (a remoção de uma ou mais espécies, por exemplo) pode indicar a ocorrência de competição presente se ela levar a um aumento da fecundidade, da sobrevivência ou da abundância das espécies remanescentes. Porém, resultados negativos seriam igualmente compatíveis com a eliminação passada de espécies por competição, com a evitação evolutiva de competição no passado e com a evolução independente de espécies não-competidoras.

Os modelos matemáticos, entre os quais o mais notável é o de Lotka-Volterra, têm proporcionado importantes discernimentos sobre as circunstâncias que permitem a coexistência de competidores, bem como sobre as que levam à exclusão competitiva. Contudo, as suposições simplificadas do modelo de Lotka-Volterra limitam a sua aplicabilidade às situações reais na natureza. Constatamos, por meio de outros modelos e experimentos, que o resultado da competição interespecífica pode ser bastante influenciado por ambientes heterogêneos, inconstantes ou imprevisíveis. Pode haver a ocorrência de um competidor superior e um inferior em um recurso fragmentado e efêmero, se as duas espécies tiverem distribuições independentes e agregadas sobre os fragmentos disponíveis.

Descrevemos a gama de abordagens usadas para estudar os efeitos ecológicos e evolutivos da competição interespecífica, dedicando atenção especial aos experimentos no laboratório ou no campo (p. ex., experimentos de substituição, experimentos de adição, análise de superfície de resposta) e a experimentos naturais (p. ex., comparação de dimensões de nichos de espécies em simpatria e alopatria). Vimos que a importante pergunta sobre a necessidade de um grau mínimo de diferenciação de nichos para a coexistência estável é mais fácil de formular do que responder.

O capítulo termina com o reconhecimento da necessidade de considerar não apenas a dinâmica populacional das espécies competidoras, mas também a dinâmica dos recursos pelos quais elas estão competindo, se desejarmos alcançar uma compreensão completa da competição interespecífica e da coexistência das espécies.

Capítulo 9
A Natureza da Predação

9.1 Introdução: tipos de predadores

Os consumidores afetam a distribuição e a abundância do que consomem e vice-versa. Esses efeitos têm uma importância central em ecologia. Contudo, nunca é uma tarefa fácil determinar quais são esses efeitos, como eles variam e por que variam. Tais tópicos serão tratados neste capítulo e nos próximos. Iniciaremos propondo as seguintes questões: "Qual é a natureza da predação?", "Quais são os efeitos da predação sobre os próprios consumidores e suas presas?" e "O que determina onde predar e o que predar?". No Capítulo 10, retornaremos às conseqüências da predação para as dinâmicas das populações do predador e da presa.

definição de predação

Em uma definição simples, a predação é o consumo de um organismo (a presa) por outro organismo (o predador), em que a presa está viva quando o predador a ataca pela primeira vez. Isso exclui a detritivoria, o consumo de matéria orgânica morta, que será discutida no Capítulo 11. De qualquer forma, essa definição abrange uma variedade ampla de interações e uma gama extensa de predadores.

classificações taxonômicas e funcionais dos predadores

Existem dois modos principais de classificar os predadores. Nenhum é perfeito, mas ambos podem ser úteis. A classificação mais óbvia é a "taxonômica": os carnívoros consomem animais, os herbívoros consomem vegetais e os onívoros consomem ambos (ou, mais corretamente, os onívoros consomem presas de mais de um nível trófico – vegetais e herbívoros ou herbívoros e carnívoros). Uma alternativa, contudo, é uma classificação "funcional" do tipo já esboçado no Capítulo 3. Neste caso, há quatro tipos principais de predadores: predadores verdadeiros, pastadores, parasitóides e parasitos (esta última categoria pode ser dividida em microparasitos e macroparasitos, conforme é explicado no Capítulo 12).

predadores verdadeiros

Os predadores verdadeiros matam as suas presas quase imediatamente após atacá-las: durante o seu tempo de vida, matam muitas ou diferentes presas, com freqüência consumindo-as na sua totalidade. A maioria dos carnívoros mais conhecidos, como os tigres, águias, besouros cocinelídeos e plantas carnívoras, são predadores verdadeiros, mas também o são os roedores granívoros, as formigas granívoras, as baleias consumidoras de plâncton, etc.

pastadores

Os pastadores também atacam um grande número de presas durante a sua vida, mas retiram para consumo apenas uma parte de cada indivíduo-presa. Seu efeito sobre um indivíduo-presa, embora tipicamente nocivo, raramente é letal a curto-prazo e nunca previsivelmente letal (caso contrário, eles seriam predadores verdadeiros). Entre os exemplos mais conhecidos de pastadores, estão os grandes vertebrados herbívoros como os ovinos e bovinos, mas, segundo essa definição, as moscas que picam vertebrados e as sanguessugas que chupam o seu sangue indubitavelmente também são incluídas nesta categoria.

parasitos

Os parasitos, da mesma forma que os pastadores, consomem partes de suas presas (seus "hospedeiros") e são tipicamente nocivos, embora raramente letais a curto-prazo. Entretanto, diferentemente dos pastadores, seus ataques são concentrados em um ou muito poucos indivíduos durante sua vida. Existe, portanto, uma íntima associação entre parasitos e seus hospedeiros, o que não se observa nos verdadeiros predadores e nos pastadores. As tênias, as fascíolas hepáticas, o vírus do sarampo, a bactéria da tuberculose e as moscas e vespas que formam minas e galhas nas plantas são exemplos claros de parasitos. Existe também um número considerável de plantas, fungos e microrganismos que parasitam plantas (freqüentemente denominados "fitopatógenos"), incluindo o vírus do mosaico do tabaco, as ferrugens e as ervas-de-passarinho. Além disso, há muitos herbívoros que podem ser considerados parasitos. Os afídeos, por exemplo, extraem a seiva de uma ou muito poucas plantas, com as quais eles entram em contato íntimo. Até mesmo as larvas muitas vezes baseiam seu desenvolvimento em uma única planta. Os fitopatógenos e os animais que parasitam outros animais serão estudados no Capítulo 12. Os herbívoros "para-

sitos", como os afídeos e as larvas, são tratados neste e no próximo capítulo, no qual os reunimos com predadores, pastadores e parasitóides, sob o termo coletivo de "predador".

parasitóides

O grupo dos parasitóides é constituído principalmente por insetos da ordem dos himenópteros, mas inclui também muitos dípteros. Os adultos são de vida livre, mas ovopositam em, sobre ou perto de outros insetos (ou, mais raramente, em aranhas ou isópodes). O parasitóide larval se desenvolve no interior ou na superfície do seu hospedeiro. Inicialmente, a larva causa um dano pouco aparente ao hospedeiro, mas por fim o consome quase totalmente e, portanto, acaba matando-o. Um parasitóide adulto emerge do que aparentemente é um hospedeiro em desenvolvimento. Muitas vezes, apenas um parasitóide se desenvolve em cada hospedeiro, porém, em muitos casos, vários indivíduos compartilham um hospedeiro. Assim, os parasitóides estão intimamente associados com um único hospedeiro (como os parasitos) e não causam a morte imediata deste (como os parasitos e os pastadores), mas o seu efeito letal é inevitável (como os predadores). Para os parasitóides, e também para muitos insetos herbívoros que durante a fase larval se alimentam de plantas, a taxa de "predação" é determinada em grande parte pela taxa em que as fêmeas adultas ovopositam. Cada ovo é um "ataque" sobre a presa ou hospedeiro, embora quem se alimenta seja a larva que se desenvolve a partir do ovo.

Os parasitóides poderiam parecer um grupo incomum de importância limitada. No entanto, estima-se que eles representem 10% ou mais de todas as espécies do mundo (Godfray, 1994). Esse valor não é surpreendente, pois existe um número muito grande de espécies de insetos, sendo a maioria deles atacada por, ao menos, um parasitóide; os parasitóides, por sua vez, também podem ser atacados por parasitóides. Inúmeras espécies de parasitóides têm sido estudadas intensivamente por ecólogos, proporcionando uma riqueza de informações sobre a predação em geral.

No restante deste capítulo, examinaremos a natureza da predação. Estudaremos os efeitos da predação sobre a presa individual (Seção 9.2), sobre o conjunto da população de presas (Seção 9.3) e sobre o próprio predador (Seção 9.4). Nos casos de ataques por predadores verdadeiros e parasitóides, os efeitos sobre as presas individuais são muito diretos: a presa morre. Por isso, na Seção 9.2 centraremos nossa atenção na presa sujeita a um ataque de um pastador ou um parasito, sendo a herbivoria o foco principal. Além de ser importante por si só, a herbivoria serve como um veículo útil para a discussão das sutilezas e variações dos efeitos que os predadores podem exercer sobre suas presas.

Posteriormente neste capítulo, voltaremos nossa atenção para o comportamento de predadores e discutiremos o que determina a sua dieta (Seção 9.5), bem como onde e quando os predadores forrageiam (Seção 9.6). Esses tópicos são de interesse especial em dois contextos amplos. Em primeiro lugar, o forrageio é um aspecto do comportamento animal que está sujeito ao exame minucioso dos biólogos evolucionistas, dentro do campo geral da "ecologia comportamental". De um modo simples, o objetivo é tentar compreender como a seleção natural favoreceu padrões particulares de comportamento em circunstâncias especiais (como, do ponto de vista comportamental, os organismos se adaptam ao seu ambiente). Em segundo lugar, os distintos aspectos do comportamento predatório podem ser vistos como componentes que se combinam para influenciar a dinâmica de populações do próprio predador e de sua presa. No próximo capítulo, a ecologia de populações da predação será tratada de maneira muito mais completa.

9.2 Herbivoria e plantas individuais: tolerância ou defesa

Os efeitos da herbivoria sobre uma planta dependem dos herbívoros envolvidos, das partes da planta afetadas e do momento do ataque com relação ao desenvolvimento da planta. Em algumas interações inseto-planta, para produzir 1 g de biomassa de inseto são necessários até 140 g de tecido vegetal e, em outros casos, aproximadamente 3 g (Gavloski, 2000a) – fica evidente que alguns herbívoros exercerão maior impacto do que outros. Além disso, as ações de mordiscar folhas, sugar a seiva, fazer minas, danificar flores e frutos e cortar raízes provavelmente não diferem quanto aos efeitos provocados nas plantas. Ademais, a desfolhação de uma plântula tem conseqüências que provavelmente não são as mesmas verificadas em uma planta produzindo sementes. Uma vez que a planta em geral permanece viva por um período curto, os efeitos da herbivoria são também decisivamente dependentes da resposta da planta. As plantas podem exibir tolerância ao dano causado pela herbivoria ou resistência ao ataque.

9.2.1 Tolerância e compensação nas plantas

as plantas individuais podem compensar os efeitos da herbivoria

A compensação é um termo de referência do grau de tolerância exibido pelas plantas. Se as plantas danificadas têm maior valor adaptativo (*fitness*) do que as não-danificadas, elas *sobrecompensam* a herbivoria; se o seu valor adaptativo for mais baixo, elas *subcompensam* (Strauss e Agrawal, 1999). As plantas podem compensar de diversas maneiras os efeitos da herbivoria. Em primeiro lugar, a remoção de folhas sombreadas (com taxas de respiração normais, mas com taxas de fotossíntese baixas; ver Capítulo 3) pode melhorar o balanço entre fotossíntese e respiração da planta como um todo. Em segundo lugar, imediatamente após um ataque de um herbívoro, muitas plantas fazem uma compensação utilizando as reservas armazenadas em diferentes tecidos e órgãos ou alterando a distribuição dos produtos da fotossíntese no seu interior. O dano por herbivoria pode, também, levar a um aumento da taxa de fotossíntese por unidade de área das folhas sobreviventes. Muitas vezes, ocorre um novo crescimento compensatório de plantas desfolhadas, quando as gemas que estavam dormentes são estimuladas a se desenvolver. Comumente, há também uma redução da taxa de mortalidade das partes sobreviventes da

planta. Desse modo, há várias maneiras pelas quais as plantas individuais compensam os efeitos da herbivoria (discutidas mais adiante, nas Seções 9.2.3 a 9.2.5). Porém, uma compensação perfeita é rara. As plantas em geral são prejudicadas pelos herbívoros, mesmo quando as reações compensatórias tendem a se opor aos efeitos danosos.

9.2.2 Respostas defensivas das plantas

A pressão de seleção evolutiva exercida pelos herbívoros provocou uma diversidade de defesas físicas e químicas das plantas que resistem ao ataque (ver Seções 3.7.3 e 3.7.4). Essas defesas podem ter presença e efetividade contínuas (defesa constitutiva) ou o aumento da sua produção pode ser induzido pelo ataque (defesa induzível) (Karban *et al.*, 1999). Assim, a produção do ácido hidroxâmico defensivo é induzida quando os afídeos (*Rhopalosiphum padi*) atacam o trigo selvagem (*Triticum uniaristatum*) (Gianoli e Niemayer, 1997), e os espinhos das amoreiras silvestres comidas pelo gado são mais longos e mais agudos do que os das plantas vizinhas não-atacadas (Abrahamson, 1975). Tem sido dedicada uma atenção especial às defesas passíveis de indução rápida, no que se refere à produção de substâncias químicas no interior da planta que inibem as proteases dos herbívoros. Essas mudanças podem ocorrer dentro de folhas individuais, no interior de ramos ou na planta inteira, podendo ser detectadas em poucas horas, dias ou semanas, e permanecer durante poucos dias, semanas ou anos; tais respostas foram registradas em mais de 100 sistemas constituídos por plantas e herbívoros (Karban e Baldwin, 1997).

Existem, contudo, muitos problemas ao interpretar essas repostas (Schultz, 1988). Em primeiro lugar, elas são "respostas" ou meramente uma conseqüência incidental do novo crescimento do tecido, que possui propriedades diferentes daquele eliminado pelos herbívoros? De fato, esse tema é essencialmente semântico – se as respostas metabólicas de uma planta à remoção de um tecido forem defensivas, a seleção natural as favorecerá e reforçará o seu uso. Um outro problema é muito mais substancial: as substâncias químicas induzidas são de fato defensivas no sentido de ter um efeito ecologicamente significativo sobre os herbívoros que parecem ter induzido a sua produção? Por fim, e de maior significado, elas são verdadeiramente defensivas no sentido de exercer um impacto mensurável e positivo sobre a planta que as produz, especialmente após serem considerados os custos de organização de tal resposta?

Fowler e Lawton (1985) enfocaram o segundo problema – "as respostas são prejudiciais aos herbívoros?" – mediante a revisão dos efeitos das respostas vegetais passíveis de indução rápida, e não encontraram uma evidência incontestável de que elas são efetivas contra os insetos herbívoros, apesar da opinião da maioria dos estudiosos que pensava o contrário. Por exemplo, eles verificaram que a maioria dos estudos em laboratório revelou apenas efeitos adversos pequenos (menos do que 11%) sobre caracteres como o tempo de desenvolvimento larval e o peso das pupas, e que muitos dos estudos que pretendiam demonstrar um efeito maior eram estatisticamente falhos. Entretanto, existem também vários casos, muitos dos quais publicados depois da revisão de Fowler e Lawton, em que as respostas vegetais parecem ser genuinamente prejudiciais aos herbívoros. Por exemplo, quando indivíduos de lariço foram desfolhados pela mariposa do lariço (*Zeiraphera diniana*), a sobrevivência e a fecundidade das mariposas foram reduzidas durantes os 4 a 5 anos subseqüentes, como um resultado combinado do retardamento na produção de folhas, da maior dureza destas, do maior teor de fibras e da elevada concentração de resinas e níveis menores de nitrogênio (Baltensweiler *et al.*, 1977). Uma outra resposta comum ao dano foliar é a abscisão precoce ("queda") de folhas danificadas por insetos minadores; no caso do inseto minador *Phyllonorycter* spp., de folhas do salgueiro (*Salix lasiolepis*), a abscisão foliar precoce foi um importante fator de mortalidade de mariposas – isto é, os herbívoros foram prejudicados pela resposta (Preszler e Price, 1993). Como um exemplo final, uma ação de poucas semanas de caracóis (*Littorina obtusata*) sobre a alga parda marinha *Ascophyllum nodosum* induz um aumento substancial nas concentrações de florotaninos (Figura 9.1a), que reduzem um consumo posterior por parte dos caracóis (Figura 9.1b). Neste caso, o simples corte das plantas não tem o mesmo efeito da ação do herbívoro. De fato, o pastejo por um outro herbívoro, o isópode *Idotea granulosa*, também não conseguiu induzir a defesa química. Os caracóis podem permanecer sobre o mesmo indivíduo vegetal e consumi-lo durante períodos longos (os isópodes são muito mais móveis), de modo que as respostas induzidas que demandam tempo para se desenvolver podem ser efetivas na redução de danos causados pelos caracóis.

A pergunta final – "as plantas se beneficiam de suas respostas defensivas induzidas?" é difícil de responder e apenas alguns estudos de campo bem delineados foram executados (Karban *et al.*, 1999). Agrawal (1998) estimou o valor adaptativo de indivíduos do rabanete selvagem (*Raphanus sativus*) (com o número de sementes produzidas multiplicado pela massa das sementes) distribuídos em um dos três tratamentos: plantas pastejadas (sujeitas ao pastejo por larvas de *Pieris rapae*), controles de danos foliares (equivalente à quantidade de biomassa retirada pelo uso de podão) e controles totais (sem dano). As repostas induzidas pelo dano, tanto químicas quanto físicas, incluíram o aumento das concentrações de glucosinolatos e aumento das densidades de tricomas (estruturas do tipo pêlos). As centopéias (*Forficula* spp.) e outros herbívoros mastigadores causaram 100% mais dano foliar sobre o controle e plantas com folhas cortadas artificialmente do que sobre plantas pastejadas, e houve 30% mais de afídeos sugadores do pessegueiro (*Myzus persicae*) sobre plantas-controle e plantas de folhas cortadas (Figura 9.2a,b). A indução da resistência, causada pelo pastejo por larvas de *P. rapae*, aumentou significativamente a eficácia em mais de 60%, em comparação com o controle. Contudo, o controle do dano foliar (corte com podão) teve uma eficácia 38% mais baixa do que os controles totais, indicando o efeito negativo da perda de tecidos sem os benefícios da indução (Figura 9.2c).

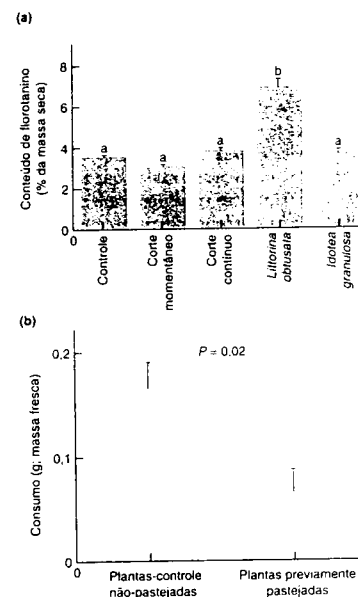



FIGURA 9.1 (a) Conteúdo de florotanino em indivíduos da alga *Ascophyllum nodosum* após exposição à herbivoria simulada (remoção de indivíduos com um trado) ou pastejados por herbívoros verdadeiros de duas espécies. São mostrados as médias e os erros-padrão. Apenas o caracol *Littorina obtusata* exerceu o efeito de induzir o aumento nas concentrações do defensivo químico na alga marinha. As letras diferentes indicam que as médias apresentam diferenças estatisticamente significativas ($P < 0,05$). (b) Em um outro experimento, os caracóis foram colocados diante de algas procedentes do controle e de tratamentos pastejados por caracóis em (a); o consumo de plantas com conteúdo alto de florotanino é significativamente menor (segundo Pavia e Toth, 2000).

O benefício à eficácia do rabanete selvagem ocorreu apenas em ambientes que continham herbívoros; em sua ausência, uma resposta defensiva induzida era inapropriada, e as plantas sofriam redução do valor adaptativo (Karban *et al.*, 1999). Um benefício à eficácia semelhante foi constatado em um experimento de campo com o tabaco selvagem (*Nicotiana attenuata*) (Baldwin, 1998). Um consumidor especialista do tabaco selvagem, a larva de *Manduca sexta*, tem um comportamento notável, pois não apenas induz uma acumulação de metabólitos secundários e inibidores de proteinases ao se alimentar dessa planta, mas também a induz a liberar compostos orgânicos voláteis que atraem o percevejo predador generalista *Geocoris pallens*, o qual se alimenta de larvas com movimento lento (Kessler e Baldwin, 2004). Usando técnicas moleculares, Zavala e colaboradores (2004) puderam mostrar que, na ausência de herbivoria, os genótipos de plantas que produziram pouco ou nenhum inibidor de proteinases cresceram mais rápido, adquiriram mais altura e produziram mais frutos (cápsulas) do que os genótipos produtores de inibidores. Além disso, em um experimento de laboratório, genótipos naturais provenientes do Arizona, sem a capacidade de produzir inibidores

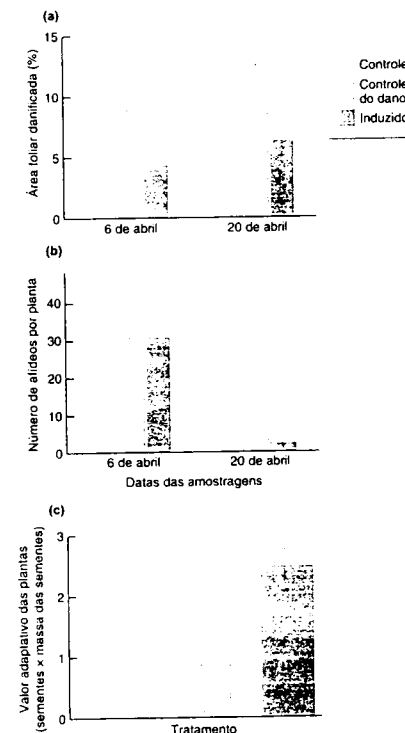



FIGURA 9.2 (a) Porcentagem de área foliar consumida por herbívoros mastigadores e (b) número de afídeos por planta, medido em duas datas (6 e 20 de abril), em três tratamentos de campo: com controle total, com controle do dano (tecidos removidos com tesoura) e induzido (causado pelo pastejo de larvas de *Pieris rapae*). (c) Valor adaptativo das plantas nos três tratamentos, calculado pela multiplicação do número de sementes produzidas pela média da massa das sementes (em mg) (segundo Agrawal, 1998).

de proteinases, foram mais danificados e sustentaram um crescimento maior de *Manduca*, em comparação com genótipos produtores de inibidores provenientes de Utah (Glawe *et al.*, 2003).

Fica claro, a partir dos exemplos com o rabanete e o tabaco selvagens, que a evolução de respostas passíveis de indução (plásticas) envolve custos significativos para a planta. Podemos esperar que as respostas passíveis de indução sejam favorecidas pela seleção somente quando a herbivoria passada é um preditor seguro do risco futuro de herbivoria e se a probabilidade de herbivoria não é constante (a herbivoria constante selecionaria um genótipo defensivo fixado que é melhor para aquele conjunto de condições) (Karban *et al.*, 1999). Naturalmente, não apenas os custos de defesas passíveis de indução podem ser comparados aos benefícios ao valor adaptativo. As defesas constitutivas, como espinhos, tricomas ou substâncias químicas (em particular nas famílias Solanaceae e Brassicaceae), também apresentam custos que têm sido medidos (em fenótipos ou genótipos sem defesa), em termos de reduções no crescimento ou na produção de flores, frutos ou sementes (ver revisão de Strauss *et al.*, 2002).

9.2.3 Herbivoria, desfolhação e crescimento vegetal

Apesar do excesso de substâncias químicas e estruturas defensivas, os herbívoros ainda assim comem plantas. A herbivoria pode interromper o crescimento vegetal, exercer um efeito insignificante na taxa de crescimento e ter um efeito intermediário qualquer entre esses dois extremos. A compensação vegetal pode ser representada por uma resposta geral à herbivoria ou pode ser específica a determinados herbívoros. Gavloski e Lamb (2000b) testaram essas hipóteses alternativas, por meio da medição da biomassa de duas espécies de crucíferas* (*Brassica napus* e *Sinapis alba*) em resposta a 0, 25 e 75% de desfolhação de plântulas, exercida por três espécies de herbívoros com peças bucais picadoras e mastigadoras – adultos de besouros-pulgas (*Phyllotreta cruciferae*) e larvas das mariposas *Plutella xylostella* e *Mamestra configurata*. De maneira não-surpreendente, as duas espécies vegetais compensaram melhor a 25% do que a 75% de desfolhação. No entanto, embora com o mesmo grau de desfolhação, ambas as espécies tenderam a ter a maior compensação quando desfolhadas pela mariposa *M. configurata* e a menor quando desfolhadas pelo besouro *P. cruciferae* (Figura 9.3). A compensação herbívoro-específica pode refletir respostas vegetais a padrões de desfolhação um pouco diferentes ou a substâncias químicas distintas na saliva, que suprimem o crescimento de maneiras contrastantes (Gavloski e Lamb, 2000b).

No exemplo mostrado anteriormente, a compensação, em geral completa cerca de 21 dias após a desfolhação, estava associada a mudanças na biomassa das raízes, coerente com a manutenção de uma razão constante parte aérea : sistema subterrâneo. Muitas plantas compensam desta maneira, mediante a alteração da distribuição de produtos da fotossíntese em partes distintas da planta. Assim, por exemplo, Kosola e colaboradores (2002) verificaram que a concentração de açúcares solúveis nas raízes jovens finas (brancas) de álamos (*Populus canadensis*) desfolhados pela larva da mariposa européia (*Lymantria dispar*) foi muito mais baixa do que em árvores não-desfolhadas. Para raízes mais velhas (mais um mês de idade), o efeito da desfolhação não foi significativo.

Freqüentemente, há uma dificuldade considerável em estimar a extensão real da desfolhação, da refolhação e, portanto, do crescimento líquido. Um monitoramento minucioso de besouros da folha do nenúfar (*Pyrrhalta nymphaeae*) pastejando sobre folhas desta espécie (*Nuphar luteum*) revelou que as folhas eram eliminadas rapidamente, mas que folhas novas eram também rapidamente produzidas. Mais de 90% das folhas marcadas de plantas pastejadas desapareceram em 17 dias, enquanto as folhas marcadas de plantas não-pastejadas permaneceram intactas (Figura 9.4). Entretanto, as contagens simples de folhas de plantas pastejadas e não-pastejadas indicaram uma perda de apenas 13% das folhas devido à herbivoria.

As plantas mais tolerantes ao pastejo, em especial o exercido por vertebrados, parecem ser as gramíneas. Na maioria das espécies, alguns meristemas se encontram quase no nível da superfície do solo, entre as bainhas foliares basais, e, por isso, essa zona principal de crescimento (e de brotamento) geralmente é protegida do pastejo. Depois da desfolhação, são produzidas folhas novas, usando carboidratos armazenados ou produtos da fotossíntese de folhas sobreviventes, e com freqüência são produzidas também novas partes aéreas.

A gramíneas não se beneficiam diretamente da ação dos seus pastadores. Porém, é provável que elas sejam ajudadas por eles em suas interações competitivas com outras plantas (que são mais fortemente afetadas por eles), o que é responsável pela predominância de gramíneas em muitos hábitats naturais que sofrem pastejo intenso pelos vertebrados. Esse é um exemplo da razão mais difundida para a herbivoria ter um efeito mais drástico sobre espécies intolerantes ao pastejo do que parece inicialmente – a interação entre herbivoria e competição vegetal (a gama de conseqüências possíveis foi discutida por Pacala e Crawley, 1992; ver também Hendon e Briske, 2002). É importante observar também que os herbívoros podem ter efeitos não-consuntivos severos sobre as plantas, quando eles atuam como vetores de fitopatógenos (bactérias, fungos e, especialmente, vírus) – o que os herbívoros tiram da planta é muito menos importante do que o que eles dão a ela! Por exemplo, os besouros escolitídeos que se alimentam de galhos do olmo atuam como vetores do fungo que causa a doença holandesa nesta espécie. Esse fungo matou um vasto número de olmos no nordeste dos EUA na década de 1960 e virtualmente os erradicou no sul da Inglaterra na década de 1970 e no início da década de 1980.

* N. de T. O termo "crucífera" é utilizado como alternativa para o nome oficial da família botânica Brassicaceae.

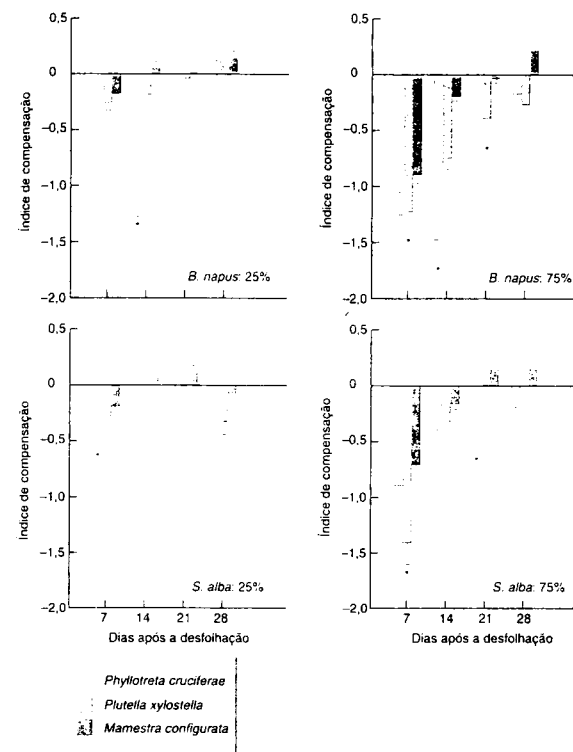



FIGURA 9.3 Compensação da biomassa foliar (média ± EP: [$\log_e$ da biomassa de planta desfolhada] – [$\log_e$ da média para plantas-controle]) de plântulas de *Brassica napus* e *Sinapis alba*, com 25 ou 75% de desfolhação por três espécies de insetos (ver legenda da figura) em um ambiente controlado. No eixo vertical, o zero corresponde à compensação perfeita, os valores negativos representam a subcompensação e os positivos a sobrecompensação. As biomassas médias das plantas desfolhadas que diferem significativamente dos controles correspondentes estão indicadas por um asterisco (segundo Gavloski e Lamb, 2000b).

9.2.4 Herbivoria e sobrevivência das plantas

Em geral, os herbívoros aumentam a suscetibilidade de uma planta para a mortalidade em vez de matá-la diretamente. Embora o besouro-pulga (*Altica sublicata*), por exemplo, tenha reduzido a taxa de crescimento do salgueiro-de-dunas (*Salix cordata*) em 1990 e 1991 (Figura 9.5), somente em 1991 ocorreu mortalidade significativa, como resultado do estresse pela seca. Depois, contudo, a suscetibilidade foi bastante influenciada pela herbivoria: 80% das plantas morreram em um tratamento com herbivoria intensa (oito besouros por planta), 40% morreram com quatro besouros por planta, mas nenhuma das plantas-controle sem besouros morreu (Bach, 1994).

A desfolhação repetida pode ter um efeito especialmente drástico. Assim, a desfolhação única de carvalhos pela mariposa *Lymantria dispar* levou a uma taxa de mortalidade de apenas 5%, enquanto três desfolhações intensas consecutivas provocaram uma taxa de mortalidade de até 80% (Stephens, 1971). A mortalidade de plantas estabelecidas, no entanto, não está necessariamente associada a desfolhações massivas. A retirada de um anel da casca de árvores realizada por esquilos ou porcos-espinhos, por exemplo, é um dos casos mais extremos em que a remoção de uma quantidade pequena de tecidos tem um efeito desproporcionalmente profundo. A continuidade do floema* é rompida, de modo que o transporte de carboidratos entre folhas e raízes é interrompido. Desse modo, essas pragas de plantações florestais freqüentemente

* N. de T. O floema é um dos constituintes da chamada casca viva, e suas células condutoras transportam substâncias elaboradas pelas plantas.

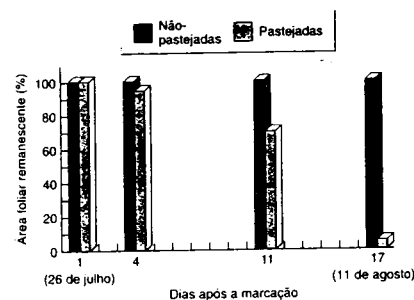



FIGURA 9.4 A sobrevivência de folhas de plantas de nenúfar, pastejadas pelo besouro da folha de nenúfar, foi muito inferior a das plantas não-pastejadas. Efetivamente, todas as folhas desapareceram ao final de 17 dias, apesar de as estimativas "instantâneas" realizadas durante o período citado sugerirem uma perda por herbivoria de cerca de apenas 13% (segundo Wallace e O'Hop, 1985).

matam árvores jovens eliminando muito pouco tecido. As lesmas que se alimentam na superfície podem também provocar um dano maior às populações de gramíneas recém-estabelecidas do que seria esperado considerando a quantidade de material que elas consomem (Harper, 1977). As lesmas mastigam a parte aérea jovem junto à superfície do solo; elas deixam sobre o solo as folhas não-ingeridas, mas consomem a região meristemática da base dos caules, a partir da qual a planta pode rebrotar. Portanto, as lesmas efetivamente destroem a planta.

É evidente que a predação de sementes tem um efeito prejudicial e previsível sobre as plantas individuais (ou seja, as próprias sementes). Davidson e colaboradores (1985) demonstraram os impactos dramáticos que as formigas e os roedores granívoros têm sobre a composição de bancos de sementes de plantas "anuais" nos desertos do sudoeste do EUA e, portanto, sobre a composição da comunidade vegetal.

9.2.5 Herbivoria e fecundidade das plantas

Os efeitos da herbivoria sobre a fecundidade das plantas são, em grande parte, um reflexo dos efeitos sobre o crescimento vegetal: as plantas menores produzem menos sementes. Entretanto, mesmo quando o crescimento parece ser totalmente compensado, a produção pode ser reduzida devido a uma transferência de recursos dos órgãos reprodutivos para os caules, folhas e raízes. Essa situação é exemplificada pelo estudo mostrado na Figura 9.3, em que a compensação em crescimento foi completa após 21 dias, mas a produção de sementes foi ainda significativamente mais baixa nas plantas danificadas por herbívoros. Além disso, a herbivoria, indiretamente, por meio dos seus efeitos sobre a área foliar ou pelo consumo direto de estruturas reprodutivas, pode afetar as características florais (diâmetro da corola, comprimento do tubo floral, número de flores) e ter um impacto adverso na polinização e no conjunto de sementes (Mothershead e Marquis, 2000). Assim, indivíduos de *Oenothera macrocarpa* "pastejados" experimentalmente produziram 30% menos flores e 33% menos sementes.

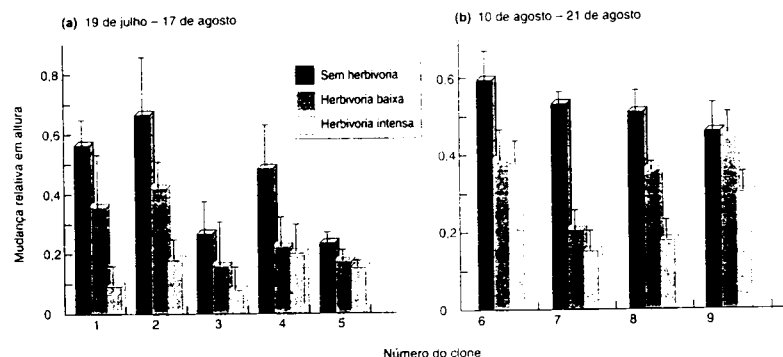



FIGURA 9.5 Taxas relativas de crescimento (mudanças em altura, com erros-padrão) de muitos clones diferentes do salgueiro-de-dunas (*Salix cordata*). (a) em 1990 e (b) em 1991, sem herbivoria, com herbivoria baixa (quatro besouros-pulga por planta) ou herbivoria intensa (oito besouros por planta) (segundo Bach, 1994).

...é diretamente pela remoção de estruturas reprodutivas

As plantas podem também ser afetadas mais diretamente, pela remoção ou destruição de flores, gemas florais ou sementes. Assim, as larvas da grande borboleta azul (*Maculinea rebeli*) consomem somente as flores e os frutos de *Gentiana cruciata*, uma espécie rara, o que provoca uma redução do número de sementes por fruto (de 120 para 70) (Kery *et al.*, 2001). Muitos estudos, envolvendo a exclusão artificial ou a remoção de predadores de sementes, têm mostrado uma forte influência da predação de sementes na pré-dispersão sobre o recrutamento e a densidade de espécies atacadas. Por exemplo, a predação de sementes foi um fator significativo no padrão de abundância do arbusto *Haplopappus squarrosus* ao longo de um gradiente de altitude a partir da costa da Califórnia, onde a predação de sementes na pré-dispersão foi mais alta, até as montanhas (Louda, 1982); e a restrição da *Cardamine cordifolia* às situações sombreadas nas Montanhas Rochosas em grande parte foi motivada pelos níveis muito mais altos de predação de sementes na pré-dispersão em locais não-sombreados (Louda e Rodman, 1996).

grande parte da herbivoria dos grãos de pólen e dos frutos beneficia a planta

É importante perceber, contudo, que muitos casos de "herbivoria" de tecidos reprodutivos são na realidade mutualistas, beneficiando tanto o herbívoro quanto a planta (ver Capítulo 13). Os animais que "consomem" pólen e néctar em geral transferem inadvertidamente o pólen de uma planta para outra; e existem muitos animais frugívoros que também conferem um benefício líquido à planta-mãe e às sementes individuais dentro do fruto. A maioria dos vertebrados frugívoros, em especial, ou comem o fruto e descartam a semente ou comem o fruto e expelem a semente com as fezes. Isso dispersa a semente, raramente a prejudica e com freqüência aumenta sua capacidade de germinação.

Por outro lado, é muito pouco provável que os insetos que atacam frutos maduros ou frutos em desenvolvimento exerçam um efeito benéfico sobre a planta. Eles não fazem nada para fomentar a dispersão e podem inclusive tornar os frutos menos palatáveis para os vertebrados. No entanto, alguns animais de grande porte que em geral matam as sementes podem representar também uma parte na dispersão delas e, por isso, é possível que exerçam um efeito pelo menos parcialmente benéfico. Existem algumas espécies, como alguns esquilos, que acumulam sementes espalhando-as e enterrando-as em diversos locais; e existem outras, como os camundongos e ratos, que agrupam as sementes em alguns esconderijos. Em ambos os casos, embora muitas sementes sejam consumidas, algumas são dispersadas, ficando protegidas do ataque de outros predadores, e muitas delas jamais serão novamente localizadas pelos animais que as esconderam (Crawley, 1983).

Os herbívoros também influenciam de outras maneiras a fecundidade. Uma das respostas mais comuns ao ataque dos herbívoros é o retardo na floração. Por exemplo, nas espécies semélparas de vida longa, a herbivoria freqüentemente retarda a floração por um ano ou mais, e isso em geral aumenta a longevidade de tais plantas, pois seu único evento reprodutivo é seguido quase invariavelmente da morte (ver Capítulo 4). *Poa annua*, em um gramado, pode se tornar quase imortal por meio de cortes semanais, enquanto nos hábitats naturais em que pode florescer ela é comumente anual – como o seu nome indica.

o momento da herbivoria é crítico

Em geral, o momento da desfolhação é crítico na determinação do efeito sobre a fecundidade vegetal. Se as folhas são eliminadas antes da formação das inflorescências, o grau em que a fecundidade é reduzida depende evidentemente do grau com que a planta é capaz de compensar o prejuízo produzido. A desfolhação precoce de uma planta com produção seqüencial de folhas pode exercer um efeito insignificante sobre a fecundidade; mas se a desfolhação ocorre mais tarde ou se a produção de folhas é sincrônica, a floração pode ser reduzida ou mesmo completamente inibida. Se as folhas são removidas após a formação das inflorescências, o efeito em geral consiste em aumentar o aborto das sementes ou reduzir o seu tamanho.

A genciana (*Gentianella campestris*) fornece um exemplo em que o momento é importante. Quando a herbivoria sobre esta espécie bienal é simulada pelo desbaste da metade da sua biomassa (Figura 9.6a), o resultado depende do momento do desbaste (Figura 9.6b). A produção de frutos teve um grande aumento em relação ao controle quando o desbaste ocorreu entre 1º e 20 de julho, mas, quando executado mais tarde, a produção de frutos foi menor nas plantas desbastadas do que no controle (mantido intacto). O período em que as plantas mostram compensação coincide com o momento em que normalmente ocorre o dano por herbívoros.

9.2.6 Um pós-escrito: defesas químicas antipredador em animais

os animais também se defendem

Não se deveria imaginar que as defesas químicas antipredador são restritas às plantas. Diversas defesas químicas de animais foram descritas no Capítulo 3 (ver Seção 3.7.4), incluindo as defesas químicas das plantas que os herbívoros seqüestraram do seu alimento de origem vegetal (ver Seção 3.7.4). As defesas químicas podem ser especialmente importantes em animais modulares, como as esponjas, que não têm a capacidade de escapar dos seus predadores. Apesar do seu valor nutricional alto e da falta de defesas químicas, a maioria das esponjas marinhas parece ser pouco afetada pelos predadores (Kubanek *et al.*, 2002). Nos últimos anos, vários glicosídeos triterpenos têm sido extraídos de esponjas, incluindo a *Ectyoplasia ferox*, no Caribe. Em um estudo de campo, extratos em estado natural de glicosídeos triterpenos refinados, retirados desta esponja, foram oferecidos em substratos alimentares artificiais para assembléias naturais de peixes de recifes nas Bahamas. Foram detectados fortes efeitos antipredatórios, quando comparados aos substratos-controle (Figura 9.7). É importan-

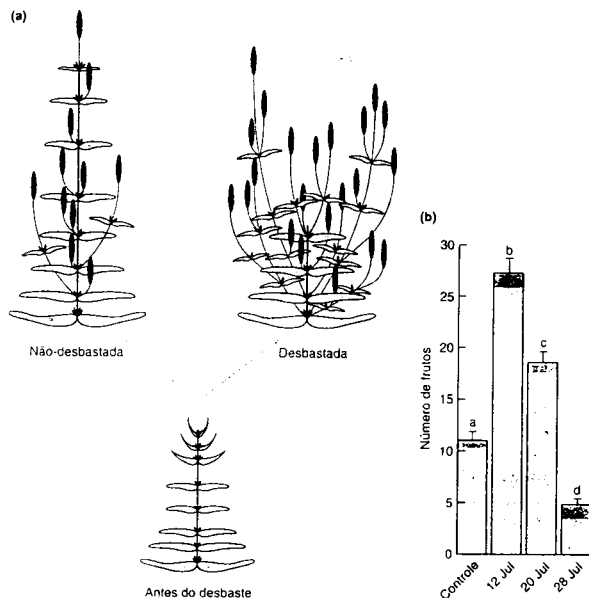



FIGURA 9.6 (a) O desbaste de genciana, para simular a herbivoria, causa mudanças na arquitetura e no número de flores produzidas. (b) Produção de frutos maduros (histogramas mais claros) e imaturos (histogramas mais escuros), em plantas sem e com desbaste, em diferentes ocasiões, de 12 a 18 de julho de 1992. Médias e erros-padrão são mostrados. Todas as médias são significativamente diferentes entre si ($P < 0.05$). As plantas desbastadas em 12 e 20 de julho produziram significativamente mais frutos do que as não-desbastadas (controle). As plantas desbastadas em 28 de julho desenvolveram significativamente menos frutos do que as deixadas intactas (segundo Lennartsson *et al.*, 1998).

te mencionar que os glicosídeos triterpenos também afetaram adversamente os competidores da esponja, incluindo os organismos "que sujam" crescendo sobre ela (bactérias, invertebrados e algas) e outras esponjas (um exemplo de alelopatia – ver Seção 8.3.2). Todos esses inimigos aparentemente foram inibidos pelo contato com as substâncias químicas, e não pelos efeitos causados pelo movimento da água (Kubanek *et al.*, 2002).

Efeito da predação sobre populações de presas

Retornando aos predadores em geral, pode parecer que o efeito imediato da predação sobre uma população de presas seja previsivelmente prejudicial, uma vez que os efeitos dos predadores são prejudiciais à presa individual. Contudo, esses efeitos nem sempre são tão previsíveis, por uma ou ambas de duas razões importantes. Em primeiro lugar, os indivíduos mortos (ou danificados) nem sempre representam uma amostra aleatória da população como um todo, e pode ser que aqueles com potencial mais baixo sejam os que contribuam para o futuro da população. Em segundo lugar, pode haver mudanças compensatórias no crescimento, na sobrevivência ou na reprodução das presas sobreviventes: elas podem experimentar redução na competição por um recurso limitante ou produzir mais descendentes, ou outros predadores podem atacar menos presas. Em outras palavras, enquanto a predação é ruim para as presas que são apanhadas, ela pode ser boa para aquelas que não o são. Além disso, a predação tem menor probabilidade de afetar a dinâmica da presa, se ela ocorrer em um estágio do ciclo de vida que não tem um efeito significativo na sua abundância.

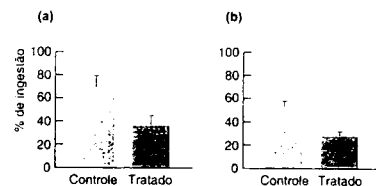



FIGURA 9.7 Resultados de estudos de campo estimando os efeitos antipredatórios de compostos da esponja *Ectyoplasia ferox* com assembléias naturais de peixes de corais nas Bahamas. As médias (+ EP) são mostradas em porcentagens de substratos alimentares artificiais consumidos em controles (não contendo extrato de esponja) em comparação com: (a) substratos contendo extrato de esponja em estado natural (teste-*t*, $P = 0{,}036$) e (b) substratos contendo glicosídeos triterpenos da esponja ($P = 0{,}011$) (segundo Kubanek *et al.*, 2002).

Com referência a este último aspecto, se, por exemplo, o recrutamento das plantas não se encontra limitado pelo número de sementes produzidas, é improvável que os insetos que reduzem a produção de sementes exerçam um efeito importante sobre a abundância da planta (Crawley, 1989). O gorgulho (*Rhinocyllus conicus*), por exemplo, não reduz o recrutamento do cardo (*Carduus nutans*) no sul da França, apesar de impor perdas acima de 90%. De fato, a semeadura de mil sementes por m^2 não levou a um aumento observável do número de rosetas do cardo. Portanto, parece que o recrutamento não está limitado pelo número de sementes produzidas; embora não esteja claro se ele está limitado pela predação subseqüente das sementes ou das plântulas, ou pela disponibilidade de locais para a germinação (Crawley, 1989). (Entretanto, foi observado em outras situações [ver Seção 9.2.5] que a predação de sementes na pré-dispersão pode afetar profundamente o recrutamento de plântulas, a dinâmica de populações locais e a variação na abundância relativa ao longo de gradientes ambientais e através de micro-hábitats.)

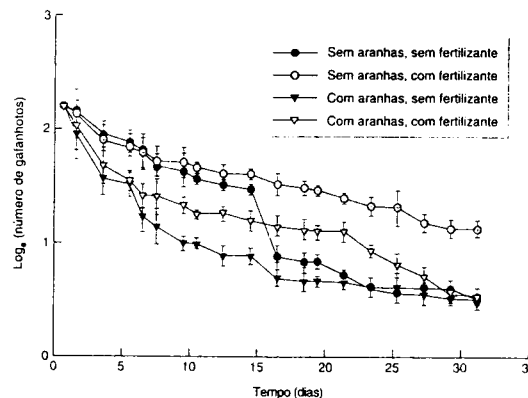
O impacto da predação com freqüência é limitado por reações compensatórias entre os sobreviventes, como resultado da redução da competição intra-específica. Assim, em um experimento clássico em que um número elevado de pombos torcaz (*Columba palumbus*) foi abatido, o nível global de mortalidade no inverno não aumentou, e a interrupção dos abatimentos provocou o aumento na abundância de pombos (Murton *et al.*, 1974). Isso aconteceu porque o número de pombos sobreviventes foi determinado não pela caça, mas basicamente pela disponibilidade de alimento. Dessa forma, quando a caça reduziu a densidade, houve diminuições compensatórias na competição intra-específica e na mortalidade natural, bem como uma imigração de aves, dependente da densidade, para tirar vantagem do alimento não utilizado.

Na verdade, sempre que a densidade é suficientemente alta para ocorrer competição intra-específica, os efeitos da predação sobre uma população deveriam ser melhorados pelas conseqüentes reduções nesse tipo de competição. Por isso, as conseqüências da predação podem variar com a relativa disponibilidade de alimento. Onde a quantidade ou qualidade de alimento é maior, um determinado nível de predação pode não levar a uma resposta compensatória, porque o alimento não é limitante para as presas. Essa hipótese foi testada por Oedekoven e Joem (2000), que monitoraram a sobrevivência do gafanhoto (*Ageneotettix deorum*) dentro de gaiolas dispostas no campo, na presença ou não de aranhas do grupo dos licosídeos (*Schizocoza* spp.). Algumas parcelas de solo contendo gaiolas foram submetidas à fertilização para aumentar a qualidade do alimento; outras permaneceram sem fertilização. Com a qualidade alimentar do ambiente (sem fertilização, símbolos pretos), a predação pelas aranhas e a limitação alimentar foram compensatórias: os mesmos números de gafanhotos (tratamentos com e sem aranhas) foram encontrados ao final dos 31 dias de experimento (Figura 9.8). Entretanto, com maior qualidade alimentar (adição de fertilizante nitrogenado, símbolos coloridos), a predação pelas aranhas reduziu o número de sobreviventes, em comparação com o controle sem aranhas: uma resposta não-compensatória. Sob condições ambientais após a predação pelas aranhas, como conseqüência da redução da competição, os gafanhotos sobreviventes dispuseram de mais alimento *per capita* e viveram mais. Todavia,

FIGURA 9.8 Trajetórias numéricas de gafanhotos sobreviventes (média ± EP) a combinações de tratamentos (ver legenda da figura), resultantes de um experimento de campo em que gaiolas foram dispostas na Arapaho Prairie, Nebraska, EUA (segundo Oedekoven e Joem, 2000).

os gafanhotos tiveram menos limitação alimentar quando a qualidade do alimento foi maior, de modo que, após a predação, a liberação de alimento adicional *per capita* não fomentou a sobrevivência (Oedekoven e Joern, 2000).

Os ataques predatórios geralmente são dirigidos às presas mais fracas

Voltando à distribuição não-aleatória que os predadores prestam às presas de uma população, é provável, por exemplo, que a predação dos grandes carnívoros se concentre nos velhos (e fracos), nos jovens (e ingênuos) ou nos doentes. Um estudo no Serengeti, por exemplo, demonstrou que os guepardos e os cães selvagens matavam uma quantidade desproporcional de gazelas de Thomson das classes etárias mais jovens (Figura 9.9 a), porque: (i) esses animais jovens eram mais fáceis de capturar (Figura 9.9b); (ii) eles possuíam uma menor capacidade de resistência e eram menos velozes; (iii) eles não eram tão hábeis para se esquivar dos predadores (Figura 9.9c); e (iv) eles podiam inclusive ser incapazes de reconhecer os predadores (FitzGibbon e Fanshawe, 1989; FitzGibbon, 1990). De qualquer maneira, essas gazelas jovens não haviam dado nenhuma contribuição à reprodução da população e, portanto, os efeitos desse nível de predação sobre a população de presas seria menor do que se poderia esperar.

Em populações vegetais, também podem ser observados padrões similares. A mortalidade de indivíduos maduros de *Eucalyptus* na Austrália, em conseqüência da desfolhação causada pela mosca porta-serra (*Paropsis atomaria*), ficou restrita quase inteiramente às árvores debilitadas de solos pobres ou àquelas que sofreram danos nas raízes ou alterações na drenagem em conseqüência dos trabalhos de cultivo (Carne, 1969).

As dificuldades de demonstrar os efeitos na população de presas

De maneira geral, é evidente que não é fácil passar da etapa da constatação de que as presas individuais são lesadas por predadores individuais para a demonstração de que a abundância das presas é adversamente afetada. De um total de 28 estudos em que os insetos herbívoros foram experimentalmente excluídos das comunidades vegetais mediante o uso de inseticidas, 50% forneceram evidências de um efeito sobre as plantas, em nível de população (Crawley, 1989). Todavia, como Crawley observou, tais proporções devem ser consideradas com cautela. Existe uma tendência quase inevitável de os resultados "negativos" (ausência de efeito na população) não serem registrados, com o argumento de que não há "nada" para informar. Além disso, os estudos de exclusão muitas vezes demandam sete anos ou mais para mostrar algum impacto sobre as plantas: é possível que muitos dos estudos "negativos" simplesmente tenham sido terminados demasiadamente cedo. Pesquisas muito mais recentes têm demonstrado efeitos nítidos da predação de sementes sobre a abundância vegetal (p. ex., Kelly e Dyer, 2002; Maron *et al.*, 2002).

9.4 Efeitos do consumo sobre os consumidores

Os efeitos benéficos que o alimento exerce sobre os predadores individuais não são difíceis de imaginar. Em termos gerais, um aumento na quantidade de alimento consumido leva a uma elevação das taxas de crescimento, desenvolvimento e natalidade, bem como a uma diminuição das taxas de mortalidade. Isso, afinal de contas, está implícito em qualquer discussão sobre competição intra-específica entre consumidores (ver Capítulo 5): as densidades elevadas, que implicam em quantidades pequenas de alimento por indivíduo, provocam taxas de crescimento baixas, taxas de mortalidade elevadas, e assim sucessivamente. De forma semelhante, muitos dos efeitos da migração considerados anteriormente (ver Capítulo 6) refletem as respostas de consumidores individuais à distribuição da disponibilidade de alimento. Contudo, existem muitas maneiras pelas quais as relações entre taxa de consumo e os benefícios para o consumidor podem ser mais complicadas do que inicialmente parecem. Em primeiro lugar, todos os animais necessitam de uma certa quantidade de alimento simplesmente para sua manutenção e, a menos que superem este limiar, eles não serão capazes de crescer e se reproduzir; conseqüentemente, não contribuirão para as gerações futuras. Em outras palavras, as taxas de consumo baixas, em vez de levarem a uma diminuição do benefício para o consumidor, simplesmente alteram a taxa com que este passa fome até morrer.

No outro extremo, não pode ser esperado que as taxas de natalidade, crescimento e sobrevivência de consumidores individuais aumentem indefinidamente, à medida que cresce a disponibilidade de alimento. Em vez disso, os consumidores se tornam saciados. A taxa de consumo acaba atingindo um platô, no qual ela independe da quantidade de alimento disponível e, portanto, o benefício para o consumidor também alcança um platô. Assim, existe um limite para a quantidade de alimento que uma determinada população de consumidores pode comer, um limite para a extensão do dano que em um certo tempo ela pode provocar à sua população presa e um limite para o grau em que a população de consumidores pode aumentar de tamanho. Isso será discutido de modo mais completo na Seção 10.4.

O exemplo mais notável de uma população inteira de consumidores sendo saciados simultaneamente é propiciado por muitas espécies vegetais que apresentam anos com grande produção de sementes. Esses anos são ocasionais e neles se observa a produção sincronizada de um grande volume de sementes, com freqüência em uma ampla área geográfica; entre esses anos, existem outros em que a produção de sementes é escassa (Herrera *et al.*, 1998; Koenig e Knops, 1998; Kelly *et al.*, 2000). Esse fenômeno é particularmente freqüente em espécies arbóreas que em geral sofrem intensidades altas de predação de suas sementes (Silvertown, 1980). Portanto, é muito significativo que as probabilidades que as sementes têm de escapar da predação sejam muito mais altas nos anos de grande produção do que nos outros. Anos com grande produção de sementes parecem ser especialmente comuns na flora da Nova Zelândia (Kelly, 1994), onde este fenômeno foi registrado para espécies de gramíneas em touceira (cespitosas) (Figura 9.10). Os predadores individuais de sementes ficam saciados em anos de grande produção, e as suas populações não podem aumentar com rapidez suficiente para explorar a abundância de alimento. Isso é ilustrado na Figura 9.11: a porcentagem de espiguetas da gramí-

FIGURA 9.9 (a) As proporções das diferentes classes de idade (determinadas pelo desgaste dental) nas gazelas de Thomson predadas por guepardos e cães selvagens são bastante diferentes das suas proporções na população como um todo. (b) A idade influi na probabilidade de escape das gazelas de Thomson, quando perseguidas pelos guepardos. (c) Quando as gazelas correm em ziguezague para escapar da perseguição dos guepardos, a idade da presa influi na distância média em que os predadores erram em seu ataque (segundo FitzGibbon e Fanshawe, 1989; FitzGibbon, 1990).

FIGURA 9.10 Taxa de floração de cinco espécies de gramíneas cespitosas do gênero *Chionochloa*, entre 1973 e 1996, no Fiordland National Park, Nova Zelândia. Os anos de grande produção de sementes são altamente sincronizados nas cinco espécies, aparentemente em resposta a temperaturas altas na estação anterior, quando a floração é induzida (segundo McKone *et al.*, 1998).

nea *Chionochloa pallens* atacadas por insetos permanece abaixo de 20% nos anos com grande produção, mas chega a 80% ou mais nos anos não-produtivos. Uma provável conseqüência da forte sincronia nos anos de grande produção que *C. pallens* e quatro outras espécies de *Chionochloa* apresentam é o aumento do benefício para cada espécie em termos de escape da predação de sementes nesses anos.

Por outro lado, a produção de uma grande quantidade de sementes exige uma grande demanda de recursos internos da planta. Em um ano de grande produção de sementes, o crescimento médio anual de um espruce é 38% inferior ao dos outros anos, e o aumento do anel de crescimento anual das árvores pode ficar tão reduzido em um ano de grande produção de sementes quanto seria devido a um ataque intenso de larvas causadoras de desfolhação. Por isso, os anos de escassez de sementes são essencialmente anos de recuperação das plantas.

Além de ilustrar a importância potencial da saciação do predador, o exemplo da grande produção de sementes destaca um outro ponto relacionado às escalas de tempo. Os predadores de sementes são incapazes de extrair o benefício máximo da grande produção de sementes (ou de provocar nelas um dano máximo), pois possuem tempos de geração demasiado longos. Uma hipotética população de predadores de sementes que pudesse apresentar várias gerações durante uma estação seria capaz de aumentar exponencial e explosivamente como resposta ao ano de grande produção de sementes e destruir esta produção. Em termos gerais, os consumidores com tempo de geração relativamente curto tendem a seguir o ritmo das flutuações da quantidade ou abundância de seu alimento ou de suas presas, enquanto os consumidores com um tempo de geração relativamente longo demoram mais para responder aos aumentos da abundância de suas presas e para recuperar-se quando reduzidos a densidades baixas.

O mesmo fenômeno ocorre em comunidades de deserto, onde as variações das precipitações de um ano para outro podem ser consideráveis e imprevisíveis, levando a variações similares na produtividade das plantas. Nos raros anos de produtividade vegetal alta, após um ou mais anos de produtividade baixa, os herbívoros são tipicamente pouco abundantes. Assim, é provável que os herbívoros fiquem saciados em tais anos, permitindo às plantas um incremento considerável em suas reservas, talvez pelo aumento dos seus bancos de sementes enterradas ou dos seus órgãos subterrâneos de reserva (Ayal, 1994). A Figura 9.12 apresenta o exemplo da produção de frutos de *Asphodelus ramosus* no deserto de Negev, em Israel. O percevejo mirídeo (*Capsodes infuscatus*) se alimenta de *A. ramosus*, exibindo uma preferência especial pelas flores em desenvolvimento e por frutos jovens. Por isso, potencialmente ele pode exercer um efeito profundamente prejudicial na produção de frutos da planta. Porém, ele apresenta apenas uma geração por ano, e, portanto, sua abundância nunca se ajusta à da sua planta hospedeira (Figura 9.12). Em 1988 e 1991, a produção de frutos foi elevada, mas a abundância de mirídeos foi relativamente baixa: o rendimento reprodutivo dos mirídeos foi conseqüentemente alto (3,7 e 3,5 ninfas por adulto, respectivamente), mas a proporção de frutos danificados foi relativamente baixa (0,78 e 0,66). Por outro lado, em 1989 e 1992, quando a produção de frutos caiu até níveis muito mais baixos, a proporção de frutos danificados foi muito mais alta (0,98 e 0,87) e o rendimento reprodutivo foi mais baixo (0,30 ninfas por adulto em 1989; valor desconhecido em 1992). Tudo isso sugere que os insetos herbívoros podem ter pelo

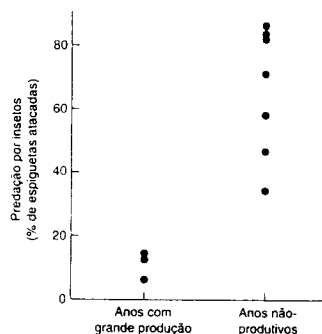



FIGURA 9.11 Predação de espiguetas de *Chionochloa pallens* por insetos, em anos de grande produção sementes (n = 3) e anos não produtivos (n = 7), de 1988 a 1997, em Mount Hutt, Nova Zelândia. Um ano produtivo é definido, neste caso, como aquele com uma produção de espiguetas por touceira 10 vezes maior do no ano anterior. A diferença significativa em dano por insetos sustenta a hipótese de que a função da grande produção de sementes é saciar os predadores de sementes (segundo McKone *et al.*, 1998).

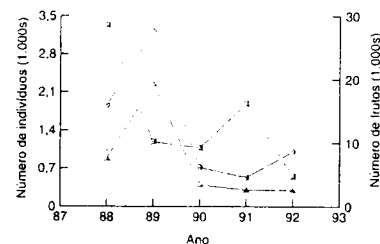



FIGURA 9.12 Flutuações na produção de frutos de *Asphodelus ramosus* (■) e o número de ninfas (●) e adultos (▲) de *Capsodes*, no local de estudo no deserto de Negev, Israel (segundo Ayal, 1994).

menos uma capacidade limitada para afetar a dinâmica das populações vegetais em comunidades de deserto, mas o potencial de controle dessas plantas alimentares sobre a dinâmica dos insetos herbívoros é muito maior (Ayal, 1994).

a qualidade do alimento, mais do que sua quantidade, pode ser de extrema importância

No Capítulo 3, salientamos que a quantidade de alimento consumido pode ser menos importante do que sua qualidade. De fato, a qualidade do alimento, que tem aspectos positivos (como a concentração de nutrientes) e negativos (como a concentração de toxinas), apenas pode ser definida razoavelmente em termos dos efeitos do alimento sobre o animal que o consome; e isso é especialmente pertinente no caso dos herbívoros. Por exemplo, vimos na Figura 9.8 como, mesmo na presença de aranhas predadoras, o incremento na qualidade alimentar provocou aumento da sobrevivência dos gafanhotos. Nessa linha, Sinclair (1975) examinou os efeitos da qualidade da pastagem (conteúdo protéico) sobre a sobrevivência do gnu no Serengeti, Tanzânia. Apesar de selecionar material vegetal rico em proteínas (Figura 9.13a), o gnu consumia durante a estação seca um alimento que continha um nível de proteína bem abaixo do necessário para a manutenção (5 a 6% de proteína bruta), e, a julgar pela depleção das reservas de gordura dos machos mortos (Figura 9.13b), esta foi uma causa importante de mortalidade. Além disso, é altamente relevante que as necessidades protéicas das fêmeas durante as últimas fases de gestação e lactação (dezembro a maio no gnu) sejam de três a quatro vezes superiores ao normal. Fica claro, portanto, que a escassez de alimento de alta qualidade (e não meramente a escassez de alimento em si) pode exercer um efeito drástico sobre o crescimento, a sobrevivência e a fecundidade de um consumidor. Especialmente no caso dos herbívoros, é possível que um animal esteja aparentemente rodeado por seu alimento e que ao mesmo tempo experimente uma escassez de comida. Podemos compreender o problema, se imaginarmos que nós mesmos somos providos de uma dieta perfeitamente balanceada – diluída em uma piscina enorme. A piscina contém tudo de que precisamos e podemos vê-la frente a nós, mas é possível que acabemos morrendo de fome antes de poder beber a quantidade de água que nos permite extrair os nutrientes necessários para nos mantermos com vida. De modo similar, os herbívoros podem muitas vezes se confrontar com uma piscina de nitrogênio disponível, tão diluído que fica difícil processar uma quantidade suficiente de material para extrair o que necessitam. Os surtos de insetos herbívoros podem estar relacionados às elevações raras da concentração de nitrogênio disponível nas plantas que lhes servem de alimento (ver Seção 3.7.1), talvez associadas a condições secas ou úmidas incomuns (White, 1993). Obviamente, os consumidores precisam adquirir recursos – mas para se beneficiar integralmente deles, precisam adquiri-los em quantidades e formas apropriadas. Os principais tópicos das duas próximas seções são as estratégias comportamentais que têm evoluído frente às pressões que isso impõe.

9.5 Amplitudes e composições das dietas

Os consumidores podem ser classificados em monófagos (se alimentam de um único tipo de presas), oligófagos (se alimentam de poucos tipos de presas) ou polífagos (se alimentam de muitos tipos de presas). Uma distinção igualmente apropriada é entre especialistas (de

FIGURA 9.13 (a) Qualidade do alimento, medida como porcentagem de proteína bruta disponível (○) e consumida (●) pelo gnu no Serengeti durante 1971. Apesar da seleção ("comido" > "disponível"), a qualidade do alimento consumido durante a estação seca caiu abaixo do nível necessário para a manutenção do equilíbrio de nitrogênio (5 a 6% de proteína bruta). (b) Conteúdo de gordura da medula óssea da população de machos vivos (○) e de machos encontrados mortos por causas naturais (●). As linhas verticais mostram os limites de confiança de 95% (segundo Sinclair, 1975).

modo geral, monófagos e oligófagos) e generalistas (polífagos). Herbívoros, parasitóides e predadores verdadeiros podem fornecer exemplos de espécies monófagas, oligófagas e polífagas. No entanto, a distribuição das amplitudes das dietas difere entre os diversos tipos de consumidores. Existem predadores verdadeiros com dietas especializadas (p. ex., o milhano [*Rostrahamus sociabilis*] se alimenta quase exclusivamente de caracóis do gênero *Pomacea*), mas a maioria dos predadores verdadeiros tem dietas relativamente amplas. Por outro lado, os parasitóides são tipicamente especializados, podendo mesmo ser monófagos. Os herbívoros estão bem-representados em todas as categorias, mas, enquanto os pastadores e "predadores" apresentam em geral dietas amplas, os "parasitos" muitas vezes são altamente especializados. Janzen (1980), por exemplo, examinou 110 espécies de besouros que, na fase larval, se alimentam no interior das sementes de dicotiledôneas da Costa Rica ("parasitando-as"). Ele verificou que 83 espécies atacavam somente uma espécie vegetal, 14 atacavam apenas duas, nove atacavam três, duas atacavam quatro, uma atacava seis e outra atacava oito das 975 espécies vegetais da área.

9.5.1 Preferências alimentares

Não devemos imaginar que as espécies polífagas e oligófagas façam uma escolha indiscriminada dentro de uma gama aceitável de alimentos. Ao contrário, quase sempre se manifesta um certo grau de preferência. Diz-se que um animal exibe uma preferência por um tipo particular de alimento quando a proporção de tal alimento na sua dieta é mais alta do que no ambiente em que ele vive. Por isso, para medir na natureza a preferência alimentar, é necessário não apenas examinar a dieta do animal (geralmente pela análise do conteúdo intestinal), mas também estimar a "disponibilidade" dos diferentes tipos de alimento. O ideal seria efetuar tal determinação não por meio dos olhos do observador (isto é, não mediante a simples amostragem do ambiente), mas a partir dos olhos do próprio animal.

A preferência por um alimento pode ser expressa em dois contextos bastante diferentes. Pode haver uma preferência por itens mais valiosos entre os disponíveis *ou* por itens que proporcionam uma parte integral de uma dieta mista e equilibrada. Essas preferências são referidas como qualitativas e equilibradas, respectivamente. Nos termos usados no Capítulo 3 (Seção 3.8), no qual os recursos foram classificados, os indivíduos exibem preferências qualitativas ao discriminar entre tipos de recursos que são "perfeitamente substituíveis" e mostram preferências equilibradas entre os tipos de recursos que são "complementares".

As preferências qualitativas costumam ser mais evidentes entre os carnívoros. A Figura 9.14, por exemplo, mostra dois casos em que alguns carnívoros selecionaram ativamente presas que eram as mais vantajosas em termos de ingestão de energia por unidade de tempo investido na "manipulação" delas. Esses resultados refletem o fato de que o alimento de um carnívoro freqüentemente varia pouco em composição (ver Seção 3.7.1), mas pode variar quanto ao tamanho ou à acessibilidade. Isso permite utilizar uma única medida (como "energia obtida por unidade de tempo de manipulação") para caracterizar os alimentos e permite, portanto uma hierarquização destes. Em outras palavras, a Figura 9.14 mostra alguns consumidores exibindo uma preferência ativa pelo alimento de alto valor.

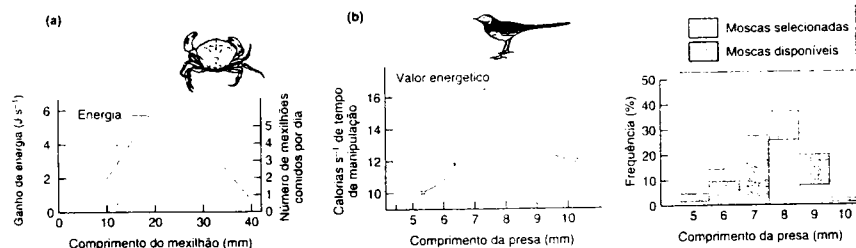



FIGURA 9.14 Predadores comendo presas "vantajosas", isto é, predadores mostrando em suas dietas uma preponderância daquelas presas que lhes proporcionam mais energia. (a) Quando foram oferecidas a caranguejos (*Carcinus maenas*) quantidades iguais de seis classes de mexilhões (*Mytilus edulis*), eles tenderam a mostrar uma preferência por aqueles que proporcionavam o maior ganho energético (energia por unidade de tempo de manipulação) (segundo Elner e Hughes, 1978). (b) Entre as moscas do grupo Scatophagidae disponíveis, as alvéolas malhadas (*Motacilla alba yarrellii*) tenderam a selecionar aquelas que proporcionavam o maior ganho energético por unidade de tempo de manipulação (segundo Davies, 1977; Krebs, 1978).

... mas muitos consumidores mostram uma combinação de preferências qualitativas e equilibradas

Para muitos consumidores, entretanto, especialmente para herbívoros e onívoros, nenhuma hierarquização simples é apropriada, pois nenhum dos alimentos disponíveis satisfaz as necessidades nutricionais do consumidor. Por essa razão, tais necessidades só podem ser satisfeitas ou por meio da ingestão de grandes quantidades de alimento e eliminação de grande parte deste para obter uma quantidade suficiente do nutriente em suprimento mais limitado (os afídeos e as cochonilhas, por exemplo, excretam vastas quantidades de carbono presente em uma substância açucarada para conseguir nitrogênio suficiente da seiva vegetal) ou pela ingestão de uma combinação de alimentos que se ajuste às necessidades do consumidor. Na verdade, muitos animais exibem ambos os tipos de repostas. Eles selecionam um alimento que é geralmente de alta qualidade (de modo que a proporção eliminada é mínima), mas também selecionam itens para satisfazer necessidades específicas. Os ovinos e os bovinos, por exemplo, mostram preferência por alimento de alta qualidade, selecionando folhas em vez de caules, matéria verde em vez de material seco ou velho; e, do material disponível, em geral selecionam aquele com teores mais altos de nitrogênio, fósforo, açúcares e energia, e mais baixos em fibra. De fato, os testes experimentais que proporcionam aos herbívoros generalistas uma escolha livre sugerem a existência de uma hierarquia na taxa com que eles consomem diferentes alimentos vegetais (Crawley, 1983).

as dietas mistas podem ser favorecidas por diversas razões

Por outro lado, também é muito comum a preferência equilibrada. Em um ambiente com uma dieta de duas espécies de microalgas incrustantes, uma correspondendo a 60% e outra a 40%, a lapa *Acmaea scutum*, por exemplo, seleciona de maneira quase independente das proporções com que o alimento está disponível (Kitting, 1980). Já os caribus, que, no inverno, sobrevivem de liquens, desenvolvem uma deficiência de sódio durante a primavera, que eles superam bebendo água do mar, comendo neve contaminada de urina e roendo os chifres desprendidos (Staaland *et al.*, 1980). E só olharmos para nós mesmos, seres humanos, para vermos um exemplo em que o "rendimento" é muito melhor com uma dieta mista do que com uma dieta pura, mesmo da "melhor" comida.

Existem duas outras razões importantes da preferência por uma dieta mista. Em primeiro lugar, os consumidores podem aceitar alimentos de baixa qualidade simplesmente porque, uma vez os tendo encontrado, é mais benéfico comê-los (por pobres que sejam) do que ignorá-los e continuar a busca. Esse tema é discutido em detalhe na Seção 9.5.3. Em segundo lugar, os consumidores podem ser beneficiados por uma dieta mista porque cada tipo de alimento pode conter um produto químico tóxico indesejável e diferente. Uma dieta mista manteria as concentrações de todas essas substâncias dentro de limites aceitáveis. Esse certamente é o caso das toxinas, que podem representar um papel importante na preferência pelos alimentos. Por exemplo, a ingestão de matéria seca por gambás de cauda em anel (*Pseudocheirus peregrinus*) da Austrália, que se alimentam de folhas de *Eucalyptus*, teve uma correlação fortemente negativa com a concentração de sideroxilonal, uma toxina encontrada em folhas de *Eucalyptus*, mas não relacionada a características nutricionais como nitrogênio ou celulose (Lawler *et al.*, 2000).

De maneira geral, contudo, seria um equívoco dar a impressão de que as preferências estão claramente ligadas a uma explicação ou outra. Thompson (1988), por exemplo, revisou a relação entre as preferências de ovoposição nos insetos fitófagos e o desempenho de sua prole em termos de crescimento, sobrevivência e reprodução, nas plantas que lhes servem de alimento. Muitos estudos têm demonstrado uma boa associação (isto é, as fêmeas ovopositam preferencialmente nas plantas em que a sua prole tem um rendimento melhor), mas em muitos outros a associação é pobre. Em tais casos, não são poucas as hipóteses para explicar esse comportamento aparentemente inadequado, ainda que muitas vezes elas sejam apenas hipóteses não-testadas.

9.5.2 Permutação

a permutação envolve a preferência por tipos alimentares que são comuns

As preferências de muitos consumidores são fixas; em outras palavras, elas são mantidas independentemente das disponibilidades relativas de tipos alimentares alternativos. Porém, outros mudam suas preferências, de modo que os alimentos são ingeridos desproporcionalmente quando abundantes e ignorados desproporcionalmente quando raros. Os dois tipos de preferência são comparados na Figura 9.15. A Figura 9.15a mostra a preferência fixa exibida pelos caracóis costeiros predadores, aos quais foram oferecidas duas espécies de mexilhões como presas, em uma gama de proporções. A linha da Figura 9.15a foi traçada supondo que os caracóis apresentassem a mesma preferência em todas as proporções. Essa suposição está justificada: independentemente da disponibilidade, os caracóis predadores mostraram a mesma preferência significativa por *Mytilus edulis*, de concha fina e menos protegida, que eles poderiam explorar com maior eficácia. Ao contrário, a Figura 9.15b mostra o que aconteceu quando alguns gupis (uma espécie de peixe) puderam escolher como presas entre moscas-das-frutas e vermes tubificídeos. Os gupis exibiram uma clara permutação de suas preferências e consumiram uma quantidade desproporcionalmente alta do tipo de presa mais abundante.

quando pode surgir a permutação?

Existem muitas situações em que a permutação pode surgir. Provavelmente, a mais comum é quando tipos distintos de presas são encontrados em micro-hábitats diferentes e os consumidores se concentram nos micro-hábitats mais proveitosos. Esse foi o caso dos gupis na Figura 9.15b: as moscas-das-frutas flutuavam na superfície da água, enquanto os tubificídeos se encontravam no fundo.

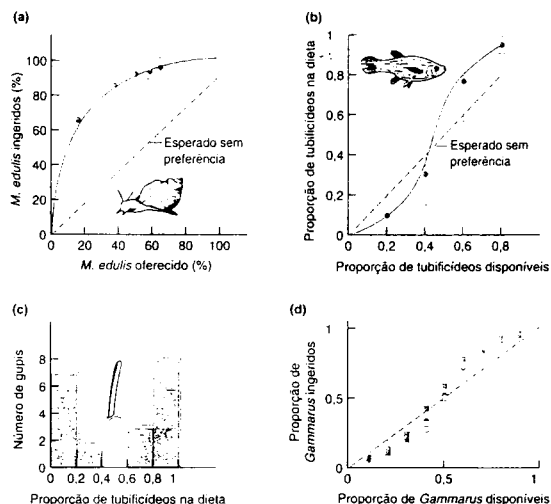



FIGURA 9.15 Permutação. (a) Ausência de permutação: os caracóis mostram uma preferência consistente entre os mexilhões *Mytilus edulis* e *M. californianus*, independentemente de sua abundância relativa (médias mais erros-padrão) (segundo Murdoch e Stewart-Oaten, 1975). (b) Permutação em gupis alimentados com tubificídeos e moscas-das-frutas: eles consomem uma quantidade desproporcional do tipo de presa que se encontra mais disponível (médias e amplitudes totais) (segundo Murdoch *et al.*, 1975). (c) Preferências mostradas pelos gupis em (b) quando oferecidas quantidades iguais dos dois tipos de presas: os indivíduos se especializaram em grande parte em um ou outro tipo de presa. (d) Permutação de espinhelas que se alimentam de uma mistura de *Gammarus* e *Artemia*: em conjunto, consomem uma quantidade desproporcional do que se encontra mais disponível. Contudo, na primeira série de ensaios, ao diminuir a disponibilidade de *Gammarus* (símbolos cheios), os peixes dos ensaios realizados no primeiro dia (◪) tenderam a apanhar mais *Gammarus* do que os peixes usados nos ensaios do terceiro dia (●), enquanto, ao aumentar a disponibilidade de *Gammarus*, os peixes do primeiro dia (□) tenderam a apanhar menos *Gammarus* do que os do terceiro dia (○). Os efeitos da aprendizagem são evidentes (segundo Hughes e Croy, 1993).

A permutação também pode ocorrer (Bergelson, 1985) quando existe:

1. Um aumento na probabilidade de orientar a busca até o tipo de presa comum, isto é, os consumidores desenvolvem uma "imagem de busca" do alimento abundante (Tinbergen, 1960) e se concentram em sua presa "imagem", com a exclusão relativa da presa não-imagem.
2. Um aumento na probabilidade de perseguir um tipo de presa comum.
3. Um aumento na probabilidade de capturar um tipo de presa comum.
4. Um aumento na eficácia de manipulação de um tipo de presa comum.

Em cada caso, o aumento de presas comuns gera um crescimento no interesse e/ou sucesso por parte do predador e, portanto, uma elevação da taxa de consumo. A permutação ocorreu, por exemplo, na espinhela (*Spinachia spinachia*) que se alimentava dos crustáceos *Gammarus* e *Artemia* como presas alternativas (Figura 9.15d), como resultado da aprendizagem e da melhora na eficácia de captura e manipulação, especialmente de *Gammarus*. Os peixes foram alimentados com uma dieta de *Gammarus* por sete dias, que foi substituído por *Artemia*, em etapas de 10%, até que a dieta consistisse 100% em *Artemia*. Esta dieta foi então mantida por sete dias, quando o processo foi invertido até uma dieta de 100% de *Gammarus*. Cada "etapa" do processo de substituição durava três dias, durante os quais era registrado o comportamento dos peixes. O processo de aprendizagem fica evidente na Figura 9.15d, ao comparar a maior influência da mistura dietética prévia sobre os peixes no primeiro dia de ensaio do que no terceiro.

É interessante constatar que a permutação muitas vezes parece ser uma conseqüência da mudança da proporção de especialistas dentro da população, e não de uma mudança gradual das preferências dos indivíduos consumidores. Isso é ilustrado na Figura 9.15c para os gupis. Quando os tipos de presas eram igualmente abundantes, os gupis individuais não eram generalistas – em vez disso, houve números aproximadamente iguais de especialistas em moscas-das-frutas e em tubificídeos.

Pode ser uma surpresa o fato de uma planta exibir um comportamento próximo à permutação. A planta com folhas em forma de urna *Sarracenia purpurea* vive em pântanos pobres em nutrientes, circunstâncias consideradas favoráveis à carnivoria em plantas. As espécies carnívoras, como *S. purpurea*, investem um excesso de carbono (captado na fotossíntese) em órgãos especializados na captura de presas invertebradas (efetivamente, estruturas de captação de nitrogênio). A Figura 9.16 mostra como o tamanho relativo da carena da urna responde à adição de nitrogênio ao substrato das parcelas do Molly Bog, Vermont, EUA. Quanto mais nitrogênio foi aplicado, tanto maior foi o tamanho relativo da carena – isso corresponde a um aumento de tamanho da carena não-carnívora da urna e a um decréscimo de tamanho do tubo de captura de presas. Assim, com níveis crescentes de nitrogênio, a capacidade de carnivoria decresceu, enquanto as taxas de fotossíntese máxima aumentaram. Na verdade, as plantas mudaram o esforço da captação, do nitrogênio para o carbono, quando mais nitrogênio era disponível em seu ambiente.

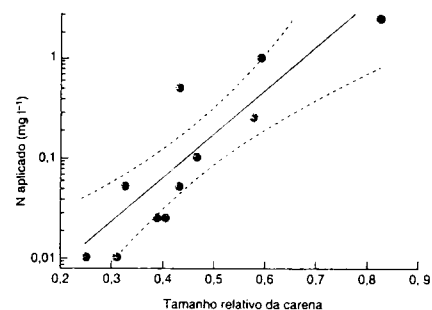



FIGURA 9.16 Relação entre tamanho relativo da carena de urnas de *Sarracenia purpurea* e nitrogênio adicionado por aspersão em parcelas do Molly Bog, Vermont. As linhas tracejadas indicam intervalos de confiança de 95%. Um maior tamanho relativo da carena corresponde a um investimento reduzido em órgãos de captura de presas (segundo Ellison e Gotelli, 2002).

9.5.3 O forrageio ótimo e a amplitude da dieta

Sem dúvida, predadores e presas se influenciaram mutuamente no processo de evolução. Essa influência pode ser observada nas folhas repugnantes ou venenosas de muitas plantas, nos espinhos dos ouriços e na coloração de camuflagem de muitos insetos presas; e pode ser observada nos robustos ovopositores das vespas da madeira, no estômago com várias câmaras do gado, e no movimento sigiloso e capacidade sensorial das corujas. Tal especialização evidencia, no entanto, que possivelmente nenhum predador seja capaz de consumir todos os tipos de presas. Algumas restrições estruturais simples impedem que os musaranhos comam corujas (embora os musaranhos sejam carnívoros) e que os beija-flores comam sementes.

Desconsiderando suas restrições estruturais, a maioria dos animais consome uma gama de tipos de alimentos mais estreita do que a sua morfologia lhes capacita. Na tentativa de compreender o que determina a dieta real de um consumidor dentro do seu amplo potencial existente, os ecólogos têm concentrado cada vez mais a sua atenção na *teoria do forrageio ótimo*. A finalidade da teoria do forrageio ótimo é prever a estratégia de busca de alimento que cabe esperar sob condições específicas. Em geral, ela estabelece tais previsões com base nas seguintes suposições:

certas suposições são inerentes à teoria do forrageio ótimo

1. O comportamento de busca de alimento exibido pelos animais atuais é aquele que foi favorecido pela seleção natural no passado, mas que também aumenta a sua eficácia no presente.
2. Uma eficácia elevada é alcançada mediante uma alta taxa líquida de ingestão de energia (isto é, a ingestão de energia bruta menos os custos energéticos para obter tal energia).
3. Os animais estudados experimentalmente são observados em um ambiente ao qual seu comportamento de forrageio está ajustado, ou seja, trata-se de um ambiente muito semelhante àquele em que evoluíram ou de um cenário experimental semelhante ao ambiente natural em seus aspectos essenciais.

Estas suposições nem sempre serão justificadas. Em primeiro lugar, outros aspectos do comportamento de um organismo podem influenciar mais em sua eficácia do que o forrageio ótimo. Por exemplo, o benefício de evitar os predadores pode ser tão grande que os animais busquem alimento em um local e em um período em que o risco de predação seja mais baixo, e em conseqüência obtenham seu alimento com uma eficiência menor do que teoricamente é possível (ver Seção 9.5.4). Em segundo lugar, e igualmente importante, para muitos consumidores (em particular herbívoros e onívoros) a obtenção eficiente de energia pode ser menos crítica do que a de outro constituinte da dieta (p. ex., nitrogênio), ou é possível que o consumo de uma dieta mista e equilibrada seja de grande importância para o forrageador. Em tais casos, o valor da teoria do forrageio ótimo é limitado. Contudo, em circunstâncias em que cabe esperar a aplicação da premissa da maximização energética, a teoria do forrageio ótimo permite compreender o significado das "decisões" do forrageio tomadas pelos predadores (para revisões sobre o assunto, ver Stephens e Krebs, 1986; Krebs e Kacelnik, 1991; Sih e Christensen, 2001).

É característico da teoria do forrageio ótimo o desenvolvimento de previsões, sobre o comportamento de busca de alimento, baseadas em modelos matemáticos construídos por teóricos da ecologia, que são oniscientes ("sabem tudo") com relação ao seu ecossistema-modelo. Por isso, surge a pergunta: é necessário que o forrageador real seja igualmente onisciente e matemático para adotar a estratégia apropriada, ótima? A resposta é "não". A teoria simplesmente diz que se há um forrageador que de alguma maneira (de qualquer maneira) consegue fazer o correto nas circunstâncias apropriadas, então ele será favorecido pela seleção natural; e se suas capacidades são herdadas, estas podem se expandir, no tempo evolutivo, por toda a população.

A teoria do forrageio ótimo não especifica precisamente como o forrageador deve tomar as decisões corretas e não exige que ele realize os mesmos cálculos que o especialista construtor do modelo. Mais adiante neste capítulo, considerare-

mos um outro grupo de modelos "mecanicistas" (ver Seção 9.6.2), que tentam mostrar como um forrageador, considerando que não é onisciente, conseguirá responder por "regras empíricas" à limitada informação ambiental e, desse modo, mostrar uma estratégia favorecida pela seleção natural. Porém, é a teoria do forrageio ótimo que prevê a natureza da estratégia que deveria ser favorecida.

O primeiro artigo sobre a teoria do forrageio ótimo (MacArthur e Pianka, 1966) procurou compreender o que determinava a "amplitude" da dieta (a gama de tipos de alimentos consumidos por um animal) dentro de um hábitat. Mais tarde, o modelo se desenvolveu, sobretudo por Charnov (1976a), até uma forma algébrica mais rigorosa. MacArthur e Pianka argumentavam que, para obter alimento, todo o predador deve investir tempo e energia, primeiro para buscar sua presa e então para manipulá-la (isto é, persegui-la, submetê-la e consumi-la). Enquanto busca, é possível que um predador se encontre com uma ampla variedade de itens alimentares. Por essa razão, MacArthur e Pianka consideraram que a amplitude da dieta dependia das respostas dos predadores depois de haver encontrado uma presa. Os generalistas perseguem (e logo submetem e consomem) uma grande proporção de tipos de presas que encontram; os especialistas continuam buscando, até encontrarem uma presa do tipo específico que preferem.

O "problema" para qualquer forrageador é o seguinte: se ele é um especialista, só perseguirá presas proveitosas, mas precisará expender muito tempo e muita energia para buscá-las. Se ele é um generalista, dedicará à busca um tempo relativamente pequeno, mas perseguirá tipos de presas mais variados e menos proveitosos. Um forrageador que busca otimamente seu alimento deveria equilibrar os prós e os contras a fim de maximizar sua taxa total de ingestão energética. MacArthur e Pianka expressaram o problema da seguinte maneira: dado que um predador já inclui um certo número de itens proveitosos em sua dieta, deveria ampliá-la (e, com isso, reduzir o tempo de busca) mediante a inclusão de itens um pouco menos proveitosos.

Podemos chamar este item "um pouco menos proveitoso" como item i. E_i/h_i é, então, a lucratividade do item, sendo E_i seu conteúdo energético e h_i seu tempo de manipulação. Além disso, $\bar{E}/\bar{h}$ é a lucratividade média da dieta "atual" (isto é, da dieta que inclui todos os tipos de presa mais proveitosos do que i, mas que não inclui o próprio tipo de presa i), e $\bar{s}$ é o tempo médio de busca para a dieta atual. Se um predador persegue uma presa do tipo i, sua taxa esperada de ingestão energética é E_i/h_i. Porém, se ele ignora esta presa e persegue aquelas mais proveitosas, pode-se esperar que continue buscando durante um outro $\bar{s}$, passado o qual sua taxa de ingestão energética é $\bar{E}/\bar{h}$. O tempo total gasto neste último caso é $\bar{s} + \bar{h}$ e, portanto, a taxa total esperada de ingestão energética é $\bar{E}/(\bar{s} + \bar{h})$. A estratégia mais proveitosa, ótima, para um predador será seguir a presa i se, e somente se:

$$E_i/h_i \geq \bar{E}/(\bar{s} + \bar{h}) \qquad (9.1)$$

Em outras palavras, um predador deveria continuar acrescentando presas menos proveitosas em sua dieta enquanto fosse satisfeita a Equação 9.1 (isto é, enquanto com isso aumente sua taxa total de ingestão energética). Isso servirá para maximizar sua taxa total de ingestão energética, $\bar{E}/(\bar{s} + \bar{h})$.

Este modelo de dieta ótima leva a diversas predições.

1. Os predadores cujos tempos de manipulação são tipicamente curtos, em comparação com seus tempos de busca, deveriam ser generalistas, porque, no tempo curto empregado para manipular uma presa já encontrada, eles mal podem iniciar a busca por outra presa. [Nos termos da Equação 9.1: E_i/h_i é grande (h_i é pequeno) para uma gama ampla de tipos de presas, enquanto $\bar{E}/(\bar{s} + \bar{h})$ é pequena ($\bar{s}$ é grande) mesmo para dietas amplas]. Essa previsão parece ser confirmada pelas dietas amplas de muitas aves insetívoras que se alimentam em árvores e arbustos. A busca gasta sempre um tempo moderado, mas a manipulação de insetos diminutos requer um tempo insignificante e é quase sempre bem-sucedida. Por isso, uma ave com essas características tem algo a ganhar e virtualmente nada a perder pelo consumo das presas que encontra, e o benefício total é maximizado com uma dieta ampla.
2. Por outro lado, os predadores cujos tempos de manipulação são longos em relação aos seus tempos de busca deveriam ser especialistas. Isso significa que, se $\bar{s}$ é sempre pequeno, então $\bar{E}/(\bar{s} + \bar{h})$ é similar a $\bar{E}/\bar{h}$. Assim, maximizar $\bar{E}/(\bar{s} + \bar{h})$ é o mesmo que maximizar $\bar{E}/\bar{h}$, o que evidentemente é alcançado incluindo na dieta somente as presas mais proveitosas. Os leões, por exemplo, vivem de um modo mais ou menos constante à vista de suas presas, de maneira que o tempo de busca é desprezível; por outro lado, o tempo de manipulação e, especialmente, o tempo de perseguição podem ser longos (e com consumo de energia elevado). Como conseqüência, os leões se especializam em presas que podem ser perseguidas de maneira mais proveitosa: as imaturas, as lesionadas e as velhas.
3. Se os demais fatores não variam, um predador deveria ter uma dieta mais ampla em um ambiente improdutivo (onde as presas são relativamente raras e $\bar{s}$ é relativamente elevado) do que em um ambiente produtivo (onde $\bar{s}$ é menor). Essa previsão está amplamente confirmada pelos dois exemplos mostrados na Figura 9.17: em cenários experimentais, o centrarquídeo (*Lepomis macrochirus*) e o chapim-real (*Parus major*) apresentaram dietas mais especializadas quando a densidade de presas foi mais alta. Foi relatado um estudo de caso a esse respeito, realizado com predadores em seus ambientes naturais – ursos pardos e pretos (*Ursos arctos* e *U. americanus*) alimentando-se de salmões na Baía de Bristol, no Alasca. Quando a disponibilidade de salmão era alta, os ursos consumiram menos biomassa por peixe capturado, concentrando-se nos peixes energeticamente ricos (aqueles que não tinham ovopositado) ou em partes do corpo ricas em energia (ovos, nas fêmeas, e cérebro, nos machos); em essência, suas dietas tornaram-se mais especializadas quando as presas eram abundantes (Gende *et al.*, 2001).
4. A Equação 9.1 depende do benefício do item i (E_i/h_i), dos benefícios das presas já presentes na dieta ($\bar{E}/\bar{h}$) e dos tempos de busca das presas já presentes na dieta ($\bar{s}$) e, portanto, da sua abundância. Porém, não depende do tempo de busca do item i, s_i. Em outras palavras, os predadores deveriam ignorar aqueles tipos de alimentos menos proveitosos, mesmo que abundantes. Re-examinando os exemplos da Figura 9.17, podemos observar que ambos se referem a casos em que o modelo da dieta ótima prediz que as presas menos proveitosas deveriam, de fato, ser completamente ignoradas. O comportamento do forrageio foi muito similar a essa previsão, mas em ambos os casos os animais tomaram de modo consistente uma quantidade um pouco superior à esperada dos tipos de alimento menos proveitosos. De fato, esse tipo de discrepância tem sido encontrado repetidamente e existem diversas razões para que isso ocorra, que podem ser resumidas dizendo que os animais não são oniscientes. No entanto, o modelo da dieta ótima não prevê uma correspondência perfeita entre o observado e o esperado. Ele prevê o tipo de estratégia que será favorecida pela seleção natural e afirma que os animais mais próximos a esta estratégia serão os mais favorecidos. Sob esse ponto de vista, a correspondência entre os dados e a teoria da Figura 9.17 parece muito mais satisfatória. Sih e Christensen (2001) revisaram 134 estudos a respeito da teoria do forrageio ótimo, enfocando a questão sobre quais fatores podem explicar a capacidade dessa teoria em prever dietas corretamente. Contrariando a sua previsão *a priori*, grupos de forrageadores (invertebrados *versus* vertebrados ectotérmicos *versus* vertebrados endotérmicos) não diferem quanto à probabilidade de corroborar a teoria. A conclusão principal dos autores foi que a teoria do forrageio ótimo geralmente se aplica bem a forrageadores que se alimentam de presas imóveis ou relativamente imóveis (folhas, sementes, larvas do besouro da farinha, zooplâncton relacionado a peixes), mas com freqüência não consegue predizer dietas de forrageadores que atacam presas móveis (pequenos mamíferos, peixes, zooplâncton relacionado a insetos predadores). Isso pode acontecer porque as variações entre as presas móveis em vulnerabilidade (taxa de encontro e sucesso de captura) são muitas vezes mais importantes na determinação das dietas dos predadores do que as variações nas escolhas ativas que estes fazem (Sih e Christensen, 2001).
5. A Equação 9.1 também proporciona um contexto para compreender a estreita especialização de predadores que vivem em associação íntima com suas presas, especialmente quando um predador individual se acha ligado a uma presa individual (p. ex., muitos parasitóides e herbívoros parasitos – e muitos parasitos [ver Capítulo 12]). Uma vez que todo o seu estilo de vida e seu ciclo vital são ajustados

(a) Centrarquídeo (*Lepomis macrochirus*) — Densidade baixa; Densidade média; Densidade alta (0 0,4 0,8) — Razão encontrada; Previsão da teoria da dieta ótima; Razão observada na dieta — Presa grande (G), Presa média (M), Presa pequena (P)

(b) Chapim-real (*Parus major*) — Densidade baixa; Densidade alta I; Densidade alta II; Densidade alta III (0 0,4 0,8) — Proporção encontrada; Proporção prevista na dieta; Proporção observada na dieta — Presa grande (G), Presa pequena (P)

FIGURA 9.17 Dois estudos sobre a escolha da dieta ótima que mostram uma clara, porém limitada, correspondência com as previsões do modelo da dieta ótima de Charnov (1976a). As dietas são mais especializadas quando as densidades das presas são mais altas, mas se incluem nelas mais presas pouco proveitosas do que o previsto pela teoria. (a) O centrarquídeo (*Lepomis macrochirus*) predando em diferentes classes de tamanho de *Daphnia*: os histogramas mostram as proporções de taxas de encontro com cada classe de tamanho em três densidades distintas, juntamente com as razões preditas e observadas na dieta (segundo Werner e Hall, 1974). (b) O chapim-real (*Parus major*) predando pedaços pequenos e grandes da larva do besouro da farinha (segundo Krebs *et al.*, 1977). Neste caso, os histogramas se referem às proporções dos dois tipos de presas (segundo Krebs, 1978).

com precisão aos de sua presa (ou hospedeiro), o tempo de manipulação (h) é baixo; mas isso impossibilita seu ajuste preciso a outras espécies de presas, para as quais, portanto, o tempo de manipulação é muito alto. Assim, a Equação 9.1 se aplica somente ao grupo sobre o qual o predador se especializa, mas não a qualquer outro item alimentar fora desse grupo.

Por outro lado, a polifagia possui vantagens definidas. Os custos de busca (s) em geral são baixos – o alimento é fácil de encontrar – e um indivíduo dificilmente morrerá de fome por causa das flutuações na abundância de um dos seus tipos de alimentos. Além disso, os consumidores polífagos podem, naturalmente, construir uma dieta balanceada e manter tal equilíbrio variando as preferências em função das alterações circunstanciais e podem evitar o consumo de quantidades grandes de uma toxina produzida por um dos seus tipos de alimento. Essas considerações são ignoradas pela Equação 9.1.

De forma geral, pois, a evolução pode ampliar ou restringir as dietas. Quando as presas exercem pressões evolutivas que exijam respostas morfológicas ou fisiológicas por parte do consumidor, a restrição pode ser extrema. Todavia, quando os consumidores se alimentam de itens individualmente inacessíveis, ou imprevisíveis ou carentes de certos nutrientes, a dieta com freqüência permanece ampla. Uma idéia atrativa e muito discutida é a de que determinados pares de espécies de predador e presa não apenas evoluíram, mas coevoluíram. Em outras palavras, tem havido uma "corrida armamentista" evolutiva, em que cada melhora na capacidade do predador tem sido seguida por uma melhora na capacidade da presa para evitar ou resistir ao predador, que tem sido seguida por uma nova melhora na capacidade do predador, e assim sucessivamente. A longo prazo, em uma escala de tempo evolutivo, isso pode ser acompanhado por especiação, de modo que, por exemplo, espécies de borboletas aparentadas se encontram associadas com espécies de plantas aparentadas – todas as espécies de heliconídeos se alimentam de membros da família Passifloraceae (Ehrlich e Raven, 1964; Futuyma e May, 1992). A coevolução certamente pode ser uma força adicional em favor da restrição da dieta. No momento, contudo, a evidência contundente em favor da coevolução predador-presa ou herbívoro-planta é difícil de obter (Futuyma e Slatkin, 1983; Futuyma e May, 1992).

À primeira vista, parece que existe uma contradição entre as predições do modelo do forrageio ótimo e a permutação. Nesta última, um consumidor muda de um tipo de presa para outro, quando mudam as densidades delas. Porém, o modelo do forrageio ótimo sugere que sempre se deveria consumir o tipo mais proveitoso de presa, independentemente de sua densidade ou da densidade de qualquer presa alternativa. Todavia, é esperado que a permutação ocorra em circunstâncias em que não se aplique o modelo do forrageio ótimo. Especificamente, a permutação ocorre com freqüência quando os diferentes tipos de presas ocupam micro-hábitats diferentes, enquanto o modelo do forrageio ótimo prevê o comportamento dentro de um mesmo micro-hábitat. Além disso, a maioria dos casos de permutação implica em mudança nos benefícios obtidos das presas à medida que suas densidades variam, ao passo que no modelo do forrageio ótimo os benefícios são constantes. Na verdade, em caso de permutação, a presa mais abundante é a mais proveitosa, e em tal caso o modelo do forrageio ótimo prevê a especialização em qualquer que seja o tipo de presa mais proveitosa (isto é, na que seja mais abundante; em outras palavras, permutação).

9.5.4 O forrageio em um contexto mais amplo

É importante assinalar que as estratégias de forrageio nem sempre serão estratégias para maximizar a eficiência da alimentação. Ao contrário, a seleção natural favorecerá os forrageadores que maximizem seus benefícios líquidos, e, dessa forma, as estratégias serão modificadas por outras demandas conflitantes dos indivíduos. Em particular, a necessidade de evitar os predadores freqüentemente afetará o comportamento de forrageio de um animal.

Isso foi mostrado em um trabalho sobre o comportamento de forrageio das ninfas de um inseto aquático predador, o notonecto (*Notonecta hoffmanni*) (Sih, 1982). Esses animais passaram por cinco ínstares ninfais (sendo I o mais jovem e menor e V o mais velho), e, no laboratório, os três primeiros ínstares ficaram sujeitos à predação pelos adultos da mesma espécie, de modo que o risco relativo de predação por parte dos adultos ficou:

$$I > II > III > IV = V \cong \text{sem risco.}$$

É possível que esses riscos modifiquem o comportamento das ninfas, à medida que elas tentam evitar (tanto em laboratório como no campo) as águas centrais dos corpos d'água, onde a concentração de adultos é maior. De fato, o grau relativo de evitação foi o mesmo que o risco relativo de predação pelos adultos:

$$I > II > III > IV = V \cong \text{sem evitação.}$$

Contudo, essas áreas centrais contêm também a maior concentração de presas para as ninfas. Assim, ao evitar os predadores, as ninfas dos ínstares I e II mostraram uma redução da taxa de alimentação na presença dos adultos (embora as ninfas do instar não apresentassem essa redução). Como resultado da evitação da predação, as ninfas jovens exibiram uma taxa de alimentação inferior à máxima, mas um aumento da sobrevivência.

A influência modificadora de predadores sobre o comportamento de forrageio foi estudada por Werner e colaboradores (1983b), que trabalharam com o centrarquídeo (*Lepomis macrochirus*). Eles estimaram o rendimento em energia líquida do forrageio desse peixe em três diferentes hábitats de laboratório – em água aberta, entre as plantas aquáticas e sobre sedimento nu – e examinaram como as densidades das presas variavam em hábitats naturais comparáveis de um lago, no transcurso das estações. Eles puderam prever o momento em que o peixe deveria passar de um hábitat do lago para outro, a fim de maximizar seu rendimento energético total líquido. Na ausência de predadores, os peixes de três tamanhos se comportaram de acordo com as previsões (Figura 9.18). Porém, em outro experimento de campo, dessa vez com a presença de predadores (percas americanas de boca grande), os peixes pequenos restringiram seu forrageio ao hábitat com plantas aquáticas (Figura 9.19) (Werner *et al.*, 1983a). Naquele local, os peixes ficaram relativamente a salvo de predação, embora só pudessem alcançar uma taxa de ingestão energética claramente submáxima. Os peixes maiores, ao contrário, ficaram menos sujeitos à predação pelas percas e continuaram a forragear de acordo com as previsões do forrageio ótimo. De modo similar, as ninfas de diversas espécies de efemerópteros algívoros restringiram bastante seu forrageio às horas de escuridão em cursos d'água com a truta marrom; com isso, elas reduziram suas taxas totais de forrageio, mas diminuíram também o risco de predação (Townsend, 2003). No caso de mamíferos que se alimentam à noite, incluindo camundongo, porco-espinho e lebre, o tempo dedicado à alimentação pode ser reduzido em noites enluaradas, quando o risco de predação é mais alto (Kie, 1999).

Uma estratégia de forrageio é uma parte integral de um padrão de comportamento geral do animal. A estratégia é bastante influenciada pelas pressões seletivas que favorecem a maximização da eficiência do forrageio, mas ela pode também ser influenciada por outras demandas, possivelmente conflitantes. É também importante salientar um outro aspecto. Os locais onde os animais ocorrem, onde eles apresentam abundância máxima e onde escolhem seu alimento são todos componentes-chave dos seus "nichos efetivos". Vimos, no Capítulo 8, que os nichos efetivos podem ser altamente restringidos pelos competidores. Aqui, vemos que esse fenômeno também acontece. Isso também é observado nos efeitos da predação pela coruja-de-igreja (*Tyto alba*) sobre o comportamento de forrageio de três espécies de roedores heteromídeos, o camundongo de bolso do Arizona (*Perognathus amplus*), o camundongo de bolso de Bailey (*P. baileyi*) e o rato canguru de Merriam (*Dipodomys merriami*) (Brown *et al.*, 1988). Na presença de corujas, todas as três espécies se deslocaram para micro-hábitats que apresentavam um risco menor

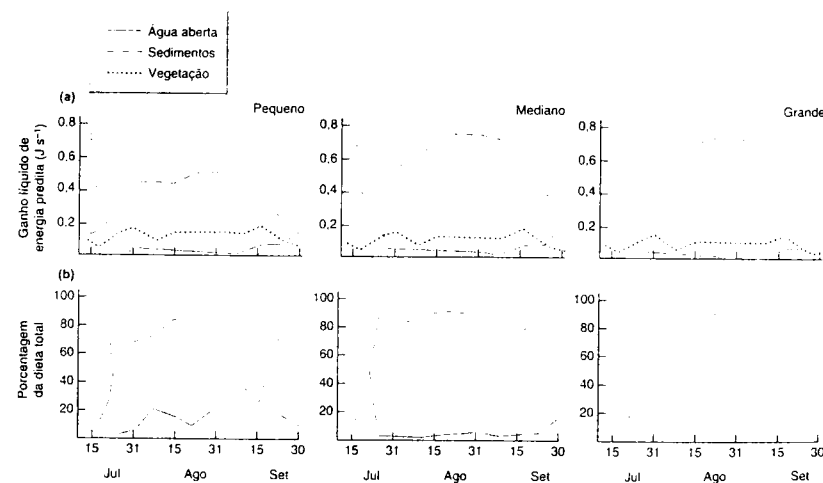



FIGURA 9.18 Padrões sazonais em (a) os benefícios previstos do hábitat (taxa líquida de ganho de energia) e (b) a porcentagem real da dieta derivada de cada hábitat, para três classes de tamanho do centrarquídeo (*Lepomis macrochirus*). Não havia animais piscívoros. (O hábitat com "vegetação" é omitido em (b) para uma maior claridade – apenas 8 a 13% da dieta procedia deste hábitat nas três classes de tamanho de peixes.) Existe uma boa correspondência entre padrões de (a) e de (b) (segundo Werner *et al.*, 1983a).

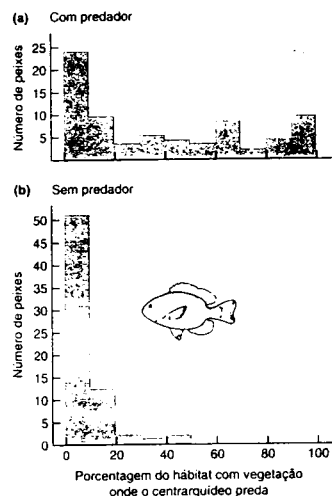



FIGURA 9.19 (a) Ao contrário do que acontece na Figura 9.18 e em (b), quando as percas (que predam centrarquídeos pequenos) estão presentes, muitos centrarquídeos predam em áreas com porcentagem alta de vegetação, onde estão relativamente protegidos da predação (segundo Werner *et al.*, 1983a).

de predação e onde eles reduziram sua atividade de forrageio. Contudo, o fizeram em graus variados, de forma que a maneira de partição dos micro-hábitats entre eles foi completamente diferente na presença ou na ausência de corujas.

9.6 Forrageio em um ambiente em mosaico

Para todos os consumidores, a distribuição do alimento é em mosaico de manchas. As manchas podem ser objetos físicos naturais e discretos: uma moita carregada de bagas é uma mancha para uma ave frugívora; uma folha coberta de afídeos é uma mancha para uma joaninha predadora. De maneira alternativa, uma "mancha" pode existir apenas como uma área definida de forma arbitrária em um ambiente aparentemente uniforme; para uma ave pernalta que se alimenta em uma praia arenosa, áreas distintas de 10 m^2 podem ser consideradas como manchas que contêm diferentes densidades de vermes. Em qualquer caso, contudo, uma mancha deve ser definida pensando em um determinado consumidor. Uma folha é uma mancha apropriada para uma joaninha, mas, para uma ave insetívora maior e mais ativa, 1 m^2 de folhagem ou mesmo uma árvore inteira pode representar uma mancha mais apropriada.

Os ecólogos têm um interesse particular pelas preferências de manchas de consumidores, cujos ambientes variam quanto à densidade de alimento ou presas. Existem muitos exemplos em que os predadores exibem uma "resposta de agregação", dedicando mais tempo em manchas que contêm densidades altas (porque estes são os ambientes mais proveitosos) (Figura 9.20a-d), embora tal dependência direta da densidade nem sempre seja o caso (Figura 9.20e). No Capítulo 10, tratamos das respostas de agregação com mais detalhe, e o nosso foco será sua importância na dinâmica de populações e particularmente seu potencial em proporcionar estabilidade à dinâmica de predadores e presas. Por ora, nos concentramos no comportamento que leva à agregação dos predadores (Seção 9.6.1), ao uso da mancha segundo a abordagem do forrageio ótimo (Seção 9.6.2) e aos padrões de distribuição que provavelmente resultam quando são consideradas as tendências opostas dos predadores quanto à agregação e às interferências recíprocas (Seção 9.6.3).

9.6.1 Comportamento que leva a distribuições agregadas

Existem vários tipos de comportamentos que constituem a base das respostas de agregação dos consumidores, mas eles podem ser agrupados em duas categorias amplas: os comportamentos envolvidos com a localização de manchas proveitosas e aqueles que representam as respostas dos consumidores uma vez dentro de uma mancha. A primeira categoria engloba todos os exemplos em que os consumidores percebem, a uma certa distância, a existência de heterogeneidade na distribuição de suas presas.

Na segunda categoria – respostas dos consumidores dentro das manchas – observam-se dois aspectos principais de comportamento. O primeiro é uma mudança no padrão de busca do consumidor após o encontro com seu alimento. Em particular, com freqüência há uma diminuição da velocidade do movimento e um aumento da taxa de retorno imediatamente após a ingestão do alimento, ambos levando o consumidor a permanecer nas proximidades do último alimento ingerido (busca restrita à área). Alternativa ou adicionalmente, é possível que os consumidores simplesmente abandonem as manchas não-proveitosas com mais rapidez do que as proveitosas. Ambos os tipos de comportamento evidenciaram-se quando as larvas (carnívoras e tecedoras de teias) do tricóptero (*Plectrocnemia conspersa*) se alimentaram de larvas de quironomídeos (mosquito-pólvora) em um riacho de laboratório. Os tricópteros, colocados em suas redes, receberam uma presa no início do experimento e depois receberam rações diárias de zero, uma ou três presas. A tendência em abandonar a rede foi menor com as taxas de alimentação mais altas (Townsend e Hildrew, 1980). O comportamento de *P. conspersa* em relação às manchas das presas apresenta também um elemento de busca restrita à área: se encontrar alimento (que pode ser consumido mesmo sem uma rede) no primeiro local, há probabilidade de que ela teça uma rede (Figura 9.21a). Em geral, portanto, em uma mancha rica, é mais provável que uma rede seja construída e menos provável que ela seja abandonada. Esses dois comportamentos explicam a resposta de agregação diretamente dependente da densidade observada durante grande parte do ano no ambiente natural de um riacho (Figura 9.21b).

FIGURA 9.20 Respostas de agregação: (a) As larvas do coccinelídeo (*Coccinella septempunctata*) passam mais tempo nas folhas com densidades altas da sua presa, o afídeo *Brevicoryne brassicae* (segundo Hassell e May, 1974); (b) *Tringa totanus* se agrega em manchas com densidades mais altas de sua presa, o anfípode *Corophium volutator* (segundo Goss-Custard, 1970); (c) dependência direta da densidade, quando o parasitóide *Delia radicum* ataca *Trybliographa rapae*; e (d) dependência direta da densidade, quando o parasitóide *Aspidiotiphagus citrinus* ataca *Fiorinia externa*. (e) Mas a dependência direta da densidade nem sempre é o caso: dependência inversa da densidade, quando o parasitóide *Ooencyrtus kuwanai* ataca *Lymantria dispar* ([c a e] segundo Pacala e Hassall, 1991).

A diferença nas taxas de abandono de manchas com aproveitamento alto e baixo pode ser alcançada de muitas maneiras, mas duas são especialmente fáceis de analisar. Um consumidor pode deixar uma mancha quando sua taxa de consumo cai abaixo de um nível limiar, ou é possível que ele possua um tempo de abandono – ele pode abandonar uma mancha sempre que passar um determinado intervalo de tempo sem ter sucesso na captura de alimento. Seja qual for o mecanismo usado, ou se o consumidor simplesmente aplica a busca restrita à área, as conseqüências serão as mesmas: os indivíduos passarão mais tempo nas manchas mais proveitosas, e, dessa forma, essas manchas geralmente conterão mais consumidores.

9.6.2 O uso de manchas segundo a abordagem do forrageio ótimo

As vantagens para um consumidor em passar mais tempo em manchas com proveito mais alto são fáceis de observar. Contudo, a alocação detalhada do tempo nas diferentes manchas é um problema sutil, pois depende dos diferenciais exatos de aproveitamento, do aproveitamento médio do ambiente como um todo, da distância entre as manchas, etc. O problema tem sido objeto de atenção especial por parte da teoria do forrageio ótimo. Em particular, tem sido direcionado um grande interesse à situação muito comum em que os próprios forrageadores esgotam os recursos de uma mancha, causando, com o tempo, um declínio do aproveitamento deste ambiente. Entre os numerosos exemplos dessa situação, encontram-se os insetos insetívoros que capturam suas presas sobre uma folha e as abelhas que consomem o néctar de uma flor.

Charnov (1976b) e Parker e Stuart (1976) produziram modelos similares para prever o comportamento de um animal com forrageio ótimo em tais situações. Segundos esses autores, o tempo ótimo de permanência em uma mancha deveria ser definido em termos da taxa de extração de energia experimentada por um forrageador no momento em que ele

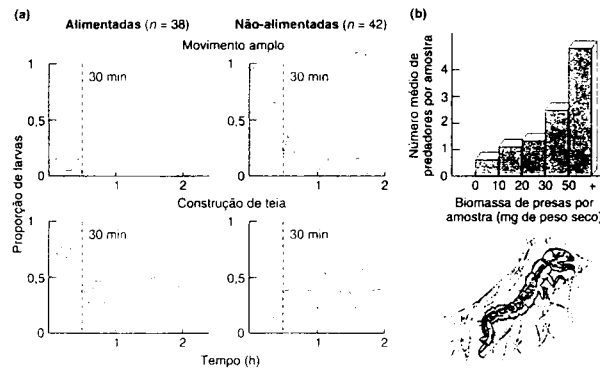



FIGURA 9.21 (a) Ao chegar em uma mancha, larvas de quinto instar de *Plectrocnemia conspersa*, que encontram e consomem um exemplar de quironomídeo no início do experimento ("alimentadas"), rapidamente param de vaguear e começam a construção de teia. As larvas que não conseguem encontrar uma presa (não-alimentadas) exibem movimentos muito mais amplos durante os primeiros 30 minutos do experimento e são muito mais propensas a deixarem o fragmento. (b) Resposta de agregação diretamente dependente da densidade por larvas de quinto instar em um ambiente natural, expressa como o número médio de predadores em relação à biomassa de presas, composta por quironomídeos e plecópteros, por amostra de 0,0625 m^2 de leito do riacho (n = 40) (segundo Hildrew e Townsend, 1980; Townsend e Hildrew, 1980)

deixa a mancha (o "valor marginal" da mancha). Charnov chamou os resultados obtidos de "teorema do valor marginal". Os modelos foram formulados matematicamente, mas suas características mais importantes são mostradas em um gráfico na Figura 9.22.

A primeira suposição do modelo diz que um forrageador ótimo maximizará de modo global sua ingestão total de um recurso (geralmente energia) durante um episódio de forrageio. De fato, a energia será extraída de modo descontínuo, porque o alimento é distribuído irregularmente; o forrageador se moverá às vezes entre manchas, e, durante o deslocamento, a ingestão de energia será nula. Porém, uma vez em uma mancha, o forrageador extrairá energia da maneira descrita pelas curvas da Figura 9.22a. Sua taxa inicial de extração será alta, mas, à medida que o tempo passa e os recursos são esgotados, a taxa de extração diminuirá de modo regular. Naturalmente, a taxa dependerá dos conteúdos iniciais da mancha, assim como da eficiência e motivação do forrageador (Figura 9.22a).

O problema a ser considerado é: em que momento um forrageador deve abandonar uma mancha? Se abandonar todas as manchas imediatamente após chegar a elas, ele passaria a maior parte do tempo se deslocando entre as manchas, e sua taxa total de ingestão seria baixa. Se permanecesse em todas as manchas por um período considerável, ele despenderia pouco tempo se deslocando, mas passaria muito tempo em manchas esgotadas, sendo sua taxa total de ingestão também baixa. Por isso, o tempo ótimo de permanência teria duração intermediária. Além disso, contudo, o tempo ótimo de permanência deve ser evidentemente maior para as manchas proveitosas do que para aquelas não-proveitosas, e deve depender do potencial de aproveitamento do ambiente como um todo.

Consideremos, em particular, o forrageador da Figura 9.22b. Ele está forrageando em um ambiente onde o alimento se encontra distribuído em mosaico (em manchas) e onde algumas manchas são mais proveitosas do que outras. O tempo médio de deslocamento entre as manchas é t_t. Portanto, este é o tempo que o forrageador pode esperar despender, em média, após deixar uma mancha e antes de encontrar uma outra. O forrageador da Figura 9.22b chegou a uma mancha média de seu ambiente e, por essa razão, segue uma curva média de extração. Com a finalidade de ter um forrageio ótimo, ele deve maximizar sua taxa de ingestão de energia não apenas para o período que passa na mancha, mas também para todo o período desde que abandonou a última mancha (isto é, para o período $t_t + s$, em que s é o tempo de permanência na mancha).

Se ele abandona rapidamente a mancha, esse período será curto ($t_t + s_{curto}$ na Figura 9.22b). Porém, ao mesmo tempo, extrairá pouca energia ($E_{pequena}$). A taxa de extração (para todo o período, $t_t + s$) será dada pela inclinação da linha OS [isto é, $E_{pequena}/(t_t + s_{curto})$]. Por outro lado, se permanecer na mancha por um período longo (s_{longo}), o forrageador extrairá muito mais energia (E_{grande}); mas a taxa total de extração (a inclinação de OL) mudará pouco. Para maximizar a taxa de extração ao longo do período $t_t + s$, é necessário maximizar a inclinação da linha a partir de O até a curva de extração. Isso se consegue fazendo com que a linha seja uma tangente da curva (OP na Figura 9.22b). Nenhuma linha a partir de O até a curva pode ser mais inclinada e, por isso, o tempo de permanência associado a ela é ótimo ($s_{ótimo}$).

como maximizar a ingestão total de energia

A solução ótima para o forrageador da Figura 9.22b, portanto, consiste em abandonar tal mancha quando sua taxa de extração é igual (tangencial) à inclinação de OP, ou seja, deveria abandoná-la no

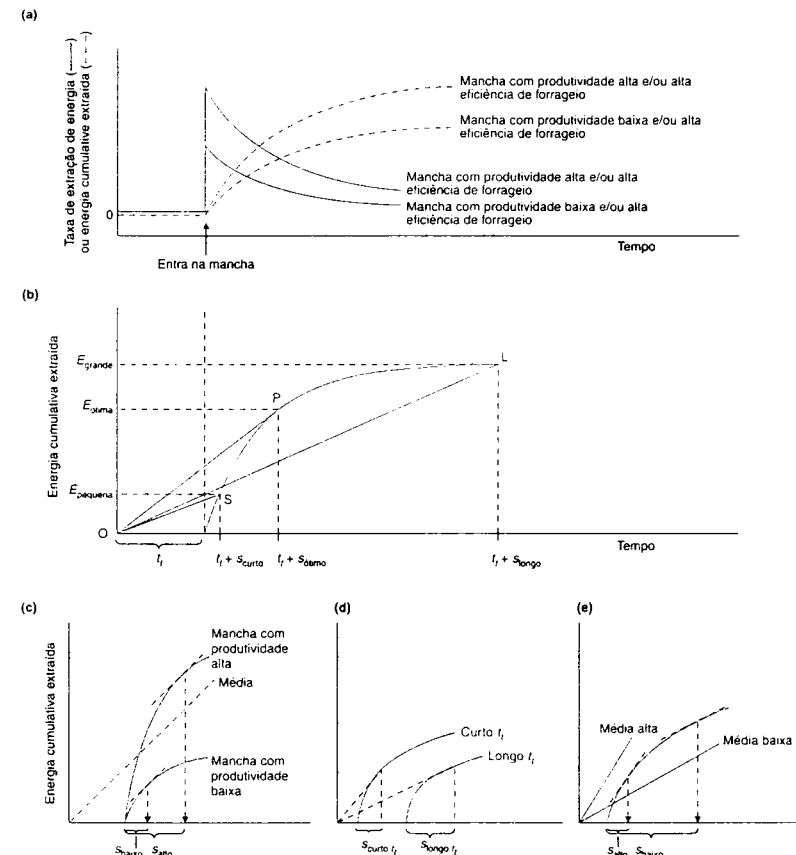



FIGURA 9.22 Teorema do valor marginal. (a) Quando um forrageador entra em uma mancha, sua taxa de extração de energia é inicialmente alta (em especial em uma mancha altamente produtiva ou onde ele tenha uma alta eficiência de forrageio), mas essa taxa diminui com o tempo, à medida que a mancha se esgota. A ingestão de energia cumulativa se aproxima de uma assíntota. (b) As opções de um forrageador. A curva laranja contínua é a energia cumulativa extraída de uma mancha média, e t_t é o tempo médio de deslocamento entre manchas. A taxa de extração de energia (que deve ser maximizada) é a energia extraída dividida pelo tempo total, isto é, a inclinação de uma linha reta traçada desde a origem até a curva. As permanências curtas na mancha [inclinação = $E_{pequena}/(t_t + s_{curto})$] e longas [inclinação = $E_{grande}/(t_t + s_{longo})$] têm taxas de extração de energia mais baixas (inclinações menos acentuadas) do que uma permanência que conduz a uma linha tangencial à curva ($s_{ótimo}$). Portanto, $s_{ótimo}$ é o tempo ótimo de permanência que proporciona uma taxa máxima global de extração de energia. *Todas* as manchas deveriam ser abandonadas quando o forrageador alcança a *mesma* taxa de extração de energia (a inclinação da linha OP). (c) As manchas com produtividade baixa deveriam ser abandonadas após permanências mais curtas, ao contrário das manchas de produtividade alta. (d) As manchas deveriam ser abandonadas mais rapidamente quando o tempo de deslocamento é curto. (e) As manchas deveriam ser abandonadas mais rapidamente quando a produtividade global média é mais alta.

ponto P. De fato, Charnov e Parker e Stuart verificaram que a solução ótima para o forrageador é abandonar todas as manchas, independentemente da sua capacidade de aproveitamento, ao alcançar a mesma taxa de extração (isto é, ao mesmo "valor marginal"). Essa taxa de extração é dada pela inclinação da tangente à curva de extração média (p. ex., Figura 9.22b) e, dessa forma, é a taxa total média máxima para o ambiente como um todo.

O modelo, portanto, confirma que o tempo ótimo de permanência deveria ser maior nas manchas mais produtivas do que nas menos produtivas (Figura 9.22c). Além disso, para os fragmentos menos produtivos (nos quais a taxa de extração nunca é tão alta quanto OP) o tempo de permanência deveria ser zero. O modelo prediz, também, que todas as manchas deveriam ser esgotadas até o ponto em que a taxa final de extração fosse a mesma em cada uma delas (isto é, até que o "valor marginal" de todas elas fosse o mesmo); e que os tempos de permanência deveriam ser mais longos em ambientes onde o tempo de deslocamento entre as manchas é maior (Figura 9.22d) e maiores quando o ambiente como um todo é menos proveitoso (Figura 9.22e).

É alentador que as evidências de vários casos apóiem o teorema do valor marginal. Em um dos primeiros testes da teoria, Cowie (1977) examinou a previsão ilustrada na Figura 9.22d: que um forrageador deveria permanecer mais tempo em cada mancha quando o tempo de deslocamento fosse mais longo. Ele utilizou chapins-reais em um grande aviário fechado e acostumou as aves a forragear pedaços pequenos de larvas do besouro da farinha escondidas em copos de plástico cheios de serragem – os copos eram as "manchas". Em todas as ocasiões, as manchas continham o mesmo número de presas. Porém, o tempo de deslocamento era manipulado cobrindo-se os copos com tampas de cartolina, que se ajustavam aos copos de maneira variada e, portanto, exigiam tempos distintos para serem retiradas. As aves forrageavam sozinhas, e Cowie usou seis indivíduos no total, submetendo-os a dois hábitats. Um desses hábitats tinha sempre um tempo de deslocamento mais longo (tampas mais ajustadas) do que o outro. Para cada ave em cada hábitat, Cowie mediu o tempo médio de deslocamento e a curva de ingestão cumulativa de alimento em cada mancha. Ele utilizou, então, o teorema do valor marginal para prever o tempo de permanência ótimo em hábitats com diferentes tempos de deslocamento e comparou essas previsões com os tempos de permanência observados no experimento. Como mostra a Figura 9.23, a correspondência foi bastante próxima, principalmente quando Cowie considerou o fato de que havia uma perda líquida de energia com o deslocamento das aves entre as manchas.

As previsões do teorema do valor marginal também foram examinadas por meio do comportamento do parasitóide *Anaphes victus* atacando o besouro *Listronotus oregonensis* em um experimento de laboratório (Boivin *et al.*, 2004). Os fragmentos diferiram em qualidade devido às proporções variadas de hospedeiros já parasitados no começo do experimento, e, em concordância com as previsões do teorema, os parasitóides permaneceram mais tempo nas manchas mais proveitosas (Figura 9.24a). Contudo, ao contrário de uma outra previsão, a taxa marginal de ganho em eficácia (taxa de produção de progênie nos 10 minutos finais antes de abandonar uma mancha) foi superior nas manchas inicialmente mais proveitosas (Figura 9.24b).

Da mesma forma que a teoria da dieta ótima, é possível que o risco de predação modifique as conseqüências previstas da utilização ótima da mancha. Tendo em mente este fato, Morris e Davidson (2000) compararam o abandono de ambientes por meio das taxas de extração de alimento realizadas pelo camundongo-de-patas-brancas (*Peromyscus leucopus*) em um hábitat florestal (onde o risco de

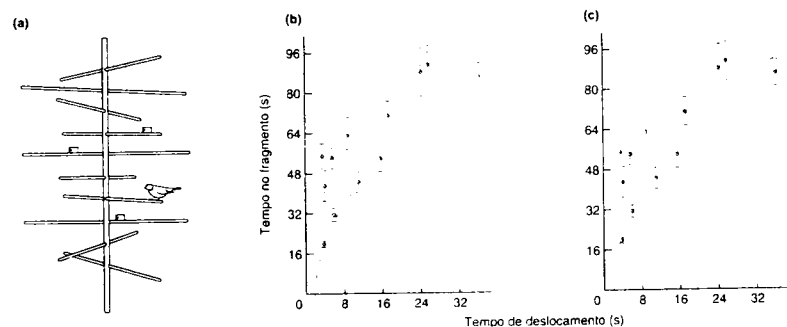



FIGURA 9.23 (a) Uma "árvore" experimental para chapins-reais, com três manchas. (b) Tempo ótimo previsto em uma mancha, em relação ao tempo de deslocamento (-----), juntamente com os tempos médios observados (± EP) para seis aves, cada uma em dois ambientes. (c) Os mesmos pontos e o tempo previsto, considerando o custo energético de deslocamento entre as manchas (segundo Cowie, 1977; de Krebs, 1978).

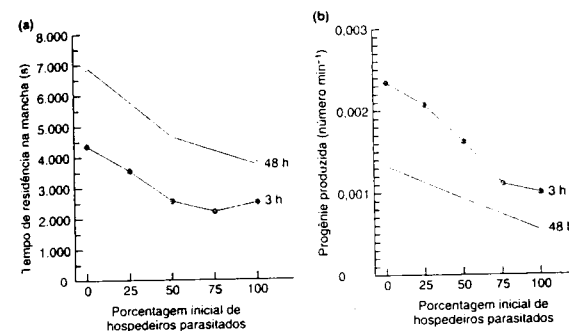



FIGURA 9.24 Quando *Anaphes victus* (um parasitóide) atacou o besouro *Listronotus oregonensis* em manchas de 16 hospedeiros (com uma porcentagem variável já parasitada), os parasitóides permaneceram mais tempo em manchas mais proveitosas: aqueles com porcentagem menor de hospedeiros parasitados. (b) Contudo, a taxa de ganho marginal em eficácia – o número de progênie produzida por minuto, nos 10 minutos antes finais de abandonar uma mancha – foi mais alta nas manchas inicialmente mais proveitosas. As barras representam os erros-padrão (segundo Boivin *et al.*, 2004).

predação é baixo) e em um hábitat de borda de floresta (onde o risco de predação é alto). Nos dois tipos de hábitats, eles colocaram "manchas" (recipientes) com 4 g de sementes de painço em 11 locais de forrageio; e, também nos dois hábitats, alguns locais eram relativamente abertos e outros ficavam sob arbustos. Após, eles monitoraram a sobra de grãos no momento em que as manchas foram abandonadas em dois dias distintos. Seus resultados (Figura 9.25) apóiam as previsões de que as taxas de abandono das manchas seriam mais elevadas em hábitats de borda vulneráveis do que em hábitats florestais mais protegidos; o abandono foi sempre maior em locais abertos (onde o risco de predação era mais alto em cada hábitat).

Uma revisão muito mais completa das provas do teorema do valor marginal é proporcionada, por exemplo, por Krebs e Kacelnik (1991). Elas indicam que a correspondência é alentadora, mas não perfeita – muito semelhante ao balanço dos resultados apresentados aqui. A principal razão da imperfeição baseia-se no fato de os animais, ao contrário dos idealizadores do modelo, não serem oniscientes. É possível que os camundongos-de-patas-brancas do exemplo citado precisem despender um certo tempo realizando outras atividades que não o forrageio (p. ex., evitando predadores). Os forrageadores podem necessitar de um tempo para aprender e conhecer o ambiente; entretanto, é provável que comecem a forragear munidos de uma informação imperfeita sobre a distribuição dos seus hospedeiros. Para os parasitóides da Figura 9.24, por exemplo, Boivin e colaboradores (2004) sugerem que eles baseiam sua avaliação da qualidade do hábitat total na qualidade do primeiro fragmento que encontram; isto é, eles "aprendem", mas sua avaliação aprendida ainda pode ser errada. Contudo, tal estratégia seria adaptativa se houvesse uma variação considerável em qualidade entre gerações (de modo que cada geração tivesse que aprender novamente), mas pouca variação qualitativa entre manchas dentro de uma geração (de modo que a primeira mancha encontrada fosse uma indicação satisfatória da qualidade total).

Todavia, a despeito da sua informação limitada, os animais muitas vezes parecem se aproximar bastante da estratégia prevista. Ollason (1980) desenvolveu um modelo mecanicista para explicar esse comportamento no estudo com os chapins-reais realizado por Cowie. A proposta de Ollason é a de um modelo de memória. Segundo o modelo, um animal tem uma "lembrança do alimento passado", que Ollason compara a uma banheira sem um tampão. A lembrança recente flui a cada momento em que o animal se alimenta. Porém, ela escoa também continuamente. A taxa de entrada depende da eficiência de forrageio do animal e da produtividade da área em que ele está se alimentando. A taxa de escoamento depende da capacidade do animal em memorizar e do alcance da lembrança. A lembrança desaparece rapidamente, por exemplo, quando o alcance é grande (nível da água alto) ou a capacidade de memorização é pobre (banheira alta e estreita). O modelo de

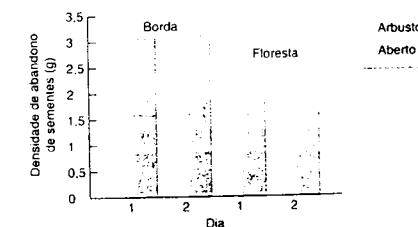



FIGURA 9.25 A massa de sementes de painço remanescente (densidade de abandono de sementes, g) foi mais alta em manchas abertas (maior risco) do que naqueles situados sob arbustos (maior proteção), e foi mais alta em hábitat de borda de floresta (predação maior) do que no interior da floresta (predação menor) (segundo Morris e davidson, 2000).

Ollason propõe simplesmente que o animal deveria permanecer em uma mancha até que a lembrança cessasse de aumentar; e deveria abandonar uma mancha quando sua taxa de entrada de alimentação fosse mais lenta do que sua taxa de diminuição das lembranças.

Ao forragear de acordo com o modelo de Ollason, um animal se comporta de uma maneira muito similar ao que é previsto pelo teorema do valor marginal. Isso é ilustrado para o caso dos chapins-reais de Cowie na Figura 9.26. Tal como assinala o próprio Ollason, isso demonstra que para forragear em um ambiente em mosaico, com uma taxa que se aproxima da ótima, um animal não precisa ser onisciente, nem amostrar, nem fazer análises numéricas para encontrar os máximos de funções com muitas variáveis: tudo o que precisa fazer é lembrar, e abandonar cada fragmento, se não forragear tão rapidamente quanto se recorda. Como Krebs e Davies (1993) salientam, isso não deixa de ser tão surpreendente como considerar que essas mesmas aves podem voar sem uma qualificação formal de aerodinâmica.

Os modelos mecanicistas têm sido desenvolvidos e testados para uma gama de padrões de ataque de parasitóides (como aquele na Figura 9.24) (ver Vos *et al.*, 1998; Boivin *et al.*, 2004). Esses modelos ressaltam a importante distinção entre o comportamento "empírico" ("*rule of thumb*"), em que os animais seguem regras inatas e invariáveis, e o comportamento aprendido, em que as regras estão sujeitas a modificações levando em consideração a experiência imediata do forrageador. As evidências sugerem que o aprendizado desempenha ao menos algum papel na maioria das decisões do forrageador. Existe também uma distinção importante entre comportamentos "de acréscimo" ("*incremental*") e "de decréscimo" ("*decremental*"). No primeiro tipo, cada ataque bem-sucedido em uma mancha aumenta a chance de permanência do forrageador. Esse comportamento provavelmente é adaptativo quando há uma considerável variação qualitativa entre manchas, porque ele estimula tempos de permanência mais longos em manchas de melhor qualidade. No comportamento "de decréscimo", com cada ataque bem-sucedido em uma mancha *de*cresce a chance de permanência do forrageador. Esse comportamento provavelmente é adaptativo quando todas as manchas apresentam aproximadamente a mesma qualidade, porque ele estimula os forrageadores a abandonar em manchas esgotadas.

Assim, o modelo de Ollason para o chapim-real incorporou o comportamento empírico, de acréscimo. Boivin e colaboradores, por outro lado, verificaram nos seus parasitóides um comportamento aprendido, de decréscimo: por exemplo, um parasitóide que atacasse um hospedeiro sadio tinha uma probabilidade 1,43 vez maior de abandonar um fragmento depois disso; um parasitóide que rejeitasse um hospedeiro já atacado tinha uma probabilidade 1,11 vez maior de abandonar uma mancha. Vos e colaboradores (1998), ao contrário, constataram um comportamento de acréscimo quando o parasitóide *Cotesia glomerata* atacou seu hospedeiro, a larva da borboleta *Pieris brassicae*: cada encontro bem-sucedido aumentou sua tendência em permanecer

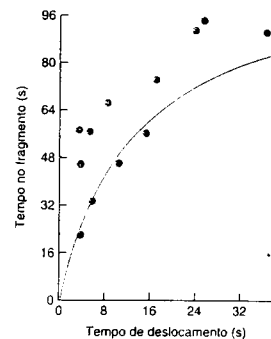



FIGURA 9.26 Dados de Cowie (1977) sobre o chapim-real (ver Figura 9.23), comparados com as previsões do modelo mecanicista da memória elaborado por Ollason (1980).

em uma mancha. Para o chapim-real e os parasitóides, portanto, os modelos do forrageio ótimo e mecanicista são considerados compatíveis e complementares, para explicar como um predador alcançou seu padrão de forrageio observado, e por que este padrão foi favorecido pela seleção natural.

Por fim, os princípios do forrageio ótimo são também aplicados às investigações sobre as estratégias de aprovisionamento dos nutrientes por parte das plantas (tema revisado por Hutchings e de Kroon, 1994). Quando é proveitosa a produção de estolões longos que se estendem rapidamente de uma mancha para outra? Quando é proveitoso concentrar o crescimento das raízes dentro de um volume limitado, explorando recursos de uma mancha até quase esgotá-la? Certamente, é proveitoso esse intercâmbio intelectual através das divisões taxonômicas.

9.6.3 Distribuição livre ideal e outras relacionadas: agregação e interferência

Podemos observar que os consumidores tendem a agregar-se em manchas proveitosas, onde a sua taxa esperada de consumo de alimento é a mais alta. Contudo, podemos também esperar que os consumidores tendam a competir e interferir uns com outros (tema discutido no Capítulo 10), reduzindo assim sua taxa de consumo *per capita*. Disto se deduz que as manchas inicialmente mais proveitosas se tornam imediatamente menos vantajosas, porque atraem a maioria dos consumidores. Portanto, podemos esperar que os consumidores se redistribuam, e talvez por isso não surpreenda que os padrões observados de distribuição dos predadores nas manchas de presas variem substancialmente de caso a caso.

Porém, é possível obter algum significado a partir dessa variação nos padrões?

... é um equilíbrio entre forças de atração e de repulsão

Em uma primeira tentativa para conseguir esse intento, foi proposto que, se um consumidor forrageia otimamente, o processo de redistribuição continuará até que as vantagens de todas as manchas sejam iguais (Fretwell e Lucas, 1970; Parker, 1970). Isso acontecerá porque, enquanto existirem vantagens desiguais, os consumidores deveriam abandonar as manchas menos vantajosas e ser atraídos para as mais vantajosas. A distribuição conseqüente desse processo foi chamada por Fretwell e Lucas de distribuição livre ideal: os consumidores são "ideais" em seu julgamento de vantagem e "livres" para se deslocar de uma mancha para outra. Mesmo assim, os consumidores são considerados iguais. Portanto, em uma distribuição livre ideal, e considerando que todas as manchas oferecem a mesma vantagem, todos os consumidores apresentam a mesma taxa de consumo. Existem alguns casos simples nos quais os consumidores parecem se ajustar a uma distribuição livre ideal, contanto que se distribuam de modo proporcional às vantagens das diferentes manchas (p. ex., Figura 9.27a), mas mesmo em tais casos é provável que se viole alguma das suposições iniciais (p. ex., Figura 9.27b – nem todos os consumidores são iguais).

As primeiras idéias foram bastante modificadas, considerando, por exemplo, a desigualdade entre os competidores (ver as revisões de Milinski e Parker, 1991; Tregenza, 1995). Em particular, a teoria livre ideal foi colocada em um contexto mais ecológico por Sutherland (1983), que incorporou explicitamente os tempos de manipulação do predador e a interferência mútua entre os predadores. Ele verificou que os predadores deveriam distribuir-se de modo que a sua proporção no local i, p_i, estaria relacionada com a proporção de presas (ou hospedeiros) no local i, h_i, por meio da equação:

$$p_i = k\,(h_i^{1/m}) \qquad (9.2)$$

em que m é o coeficiente de interferência e k é uma "constante de normalização", de modo que as proporções, p_i, constituam 1. Agora é possível observar como a distribuição dos predadores nas diferentes manchas pode ser determinada de maneira conjunta pela interferência e pela seleção das manchas intrinsecamente vantajosas.

Se não há interferência entre os predadores, então $m = 0$. Todos deveriam explorar apenas aquela mancha com a densidade mais alta de presas (Figura 9.28), ficando sem predadores aquelas manchas cuja densidade é mais baixa.

Se a interferência é pequena ou moderada (isto é, $m > 0$, mas $m < 1$ – um intervalo biologicamente realista), então as manchas com densidade alta de presas atrairiam ainda um número desproporcional de predadores (Figura 9.28). Em outras palavras, haveria uma resposta de agregação dos predadores, que é não apenas diretamente dependente da densidade, mas acelerada com o aumento da densidade de presas na mancha. Portanto, espera-se que o risco de predação de uma presa seja diretamente dependente da densidade: maior risco de predação nas manchas com as densidades mais altas de presas (como os exemplos da Figura 9.20c e d).

Com um pouco mais de interferência ($m = 1$), a proporção da população de predadores em uma mancha ainda deveria aumentar com a proporção de presas, mas, nesse caso, deveria fazê-lo de maneira aproximadamente linear e de uma forma não-acelerada, de modo que a razão entre os predadores e as presas fosse aproximadamente a mesma em todas as manchas (Figura 9.28 e, por exemplo, Figura 9.20a). Aqui, por essa razão, espera-se que o risco de predação seja o mesmo em todas as manchas e, portanto, independente da densidade de presas.

Finalmente, com muita interferência ($m > 1$), as manchas com densidade mais alta de presas deveriam apresentar a razão mais baixa entre predadores e presas (Figura 9.28). Dessa forma, espera-se que o risco de predação seja o mais alto nas manchas com a densidade mais baixa de presas e, portanto, inversamente dependente da densidade (como os dados da Figura 9.20e).

Fica claro, portanto, que a gama de padrões para os dados mostrados na Figura 9.20 reflete um equilíbrio que se move

FIGURA 9.27 (a) Quando 33 patos foram alimentados com pedaços de pão em duas estações de um reservatório (com uma razão de vantagem de 2 : 1), o número de animais na estação mais pobre, mostrada aqui, rapidamente se aproximou de um terço do total, em aparente concordância com as previsões da teoria livre ideal. (b) Contudo, contrariamente às suposições e a outras previsões da teoria simples, os patos não eram todos iguais (segundo Harper, 1982; de Milinski e Parker, 1991).

FIGURA 9.28 Efeito do coeficiente de interferência, *m*, sobre a distribuição esperada dos predadores entre manchas que contêm uma proporção variável do total de presas na população (e, portanto, em sua vantagem "intrínseca") (segundo Sutherland, 1983).

entre as forças de atração e de repulsão. Os predadores são atraídos para as manchas mais vantajosas; mas são repelidos pela presença de outros predadores que têm sido atraídos da mesma maneira.

Entretanto, esta descrição da relação entre a distribuição dos predadores e a distribuição do risco de predação tem sido temperada com expressões do tipo "*é de esperar que*". A razão disso é que a relação também depende de uma gama de fatores até o momento não considerados. A Figura 9.29, por exemplo, apresenta um caso em que o parasitóide *Trichogramma pretiosum* forma agregados em manchas com densidade alta da sua mariposa hospedeira, mas o risco de parasitismo para a mariposa é maior nas manchas em que se acha com densidade baixa. A explicação provavelmente encontra-se no tempo desperdiçado pelos parasitóides nas manchas com densidade alta de hospedeiros, dado que os hospedeiros já parasitados não foram removidos da mancha e podem ainda atrair outros parasitóides (diferentemente das presas, que são verdadeiramente predadas) (Morrison e Strong, 1981; Hassell, 1982). Assim, os primeiros parasitóides em uma mancha podem interferir de maneira indireta nos que chegaram posteriormente, pois a presença prévia de um parasitóide em uma mancha pode reduzir a taxa efetiva com que os que vieram depois atacam hospedeiros não-parasitados. Esse efeito tem sido denominado "pseudo-interferência" (Free *et al.*, 1977); seus efeitos potencialmente importantes sobre a dinâmica de populações serão discutidos no Capítulo 10.

Os padrões esperados são ainda modificados se incorporarmos o aprendizado por parte dos predadores ou os custos da migração entre manchas (Bernstein *et al.*, 1988, 1991). Com um valor realista de m (= 0,3), a resposta de agregação dos predadores é diretamente dependente da densidade (como é esperado), desde que a resposta de aprendizado dos predadores seja forte em relação à taxa com que eles podem esgotar as manchas. Todavia, se sua resposta de aprendizado é fraca, é possível que os predadores sejam incapazes de perceber as mudanças na densidade de presas que resultam do esgotamento das manchas. Sua distribuição, então, será independente da densidade de presas.

De forma análoga, quando o custo de migração é baixo, a resposta de agregação do predador permanece diretamente dependente da densidade (com m = 0,3). Contudo, quando o custo de migração aumenta, para os predadores em manchas mais pobres ainda pode ser vantajoso se deslocar, mas para outros os custos de migração podem superar os potenciais ganhos de deslocamento. Para estes, a distribuição entre as manchas de presas é aleatória. Isso resulta em uma dependência inversa da densidade na taxa de mortalidade entre as manchas intermediárias e boas, e em uma relação "em domo" para todo o intervalo de densidade de presas (Figura 9.30b). Quando o custo de migração é muito elevado, o deslocamento entre as manchas não é benéfico, independentemente de onde se encontrem – a mortalidade é inversamente dependente da densidade em todas as manchas (Figura 9.30c).

Evidentemente, não faltam causas potenciais para a ampla gama de tipos de distribuições de predadores e de taxas de mortalidade entre as manchas de presas (ver Figuras 9.20 e 9.29). Suas conseqüências, em termos de dinâmica de populações, serão tratadas no próximo capítulo. Isso ressalta a importância fundamental das ligações entre ecologia comportamental e ecologia de populações.

FIGURA 9.29 (a) Resposta de agregação do parasitóide de ovos *Trichogramma pretiosum*, que se agrega em manchas com densidades altas de sua presa, *Plodia interpunctella*. (b) Distribuição resultante dos efeitos adversos: os hospedeiros em parcelas com densidade alta têm menor probabilidade de serem parasitados (segundo Hassell, 1982).

Resumo

Predação é o consumo de um organismo por outro, em que a presa está viva quando o primeiro predador a ataca. Os predadores podem ser classificados de duas maneiras principais. A primeira é "taxonômica" – carnívoros consomem animais, herbívoros consomem vegetais, etc. – e a segunda é "funcional", em que se distinguem predadores verdadeiros, pastadores, parasitóides e parasitos.

Os efeitos da herbivoria sobre uma planta dependem de quais herbívoros são envolvidos, de que partes da planta são afetadas e do momento do ataque em relação ao desenvolvimento da planta. Podemos esperar que ações de mordiscar folhas, sugar a seiva, formar minas, danificar flores e frutos e cortar raízes tenham efeitos diferentes sobre as plantas. Uma vez que a planta em geral permanece viva por um período curto, os efeitos da herbivoria são também decisivamente dependentes da resposta da planta. A pressão da seleção evolutiva exercida por herbívoros tem levado a uma variedade de defesas físicas e químicas por parte das plantas que resistem ao ataque. Essas defesas podem estar presentes com continuidade efetiva (defesas constitutivas) ou o aumento da sua produção pode ser induzido pelo ataque (defesas passíveis de indução). Não é fácil determinar se as supostas "defesas" realmente têm efeitos negativos mensuráveis sobre o herbívoro e conseqüências positivas para a planta, em especial após serem considerados os custos de montagem da resposta. Foram discutidas as dificuldades de revelar tais efeitos e revisadas as relações entre herbivoria e sobrevivência e fecundidade das plantas.

De maneira geral, o efeito imediato da predação sobre uma população de presas nem sempre é previsivelmente prejudicial, primeiro porque os indivíduos mortos podem não constituir uma amostra aleatória (e eles podem ter o potencial mais baixo de contribuir ao futuro da população) e, em segundo lugar, devido às mudanças compensatórias em crescimento, sobrevivência ou reprodução das presas sobreviventes (em especial mediante a redução da competição por um recurso limitante). Do ponto de vista do predador, pode-se esperar que um aumento da quantidade de alimento consumido leve a aumentos das taxas de crescimento, desenvolvimento e natalidade, e decréscimos das taxas de mortalidade. Contudo, existem muitos fatores que complicam essa simples relação entre taxa de consumo e benefício do consumidor.

Os consumidores podem ser classificados em um *continuum*, desde a monofagia (um único tipo de presa) até a polifagia (muitos tipos de presas). As preferências de muitos consumidores são fixas – elas são mantidas, independentemente das disponibilidades relativas de tipos de alimentos alternativos. Porém, muitos outros mudam sua preferência, de modo que certos itens alimentares muitas vezes são consumidos desproporcionalmente quando se tornam comuns. Uma dieta mista pode ser favorecida porque, em primeiro lugar, cada tipo

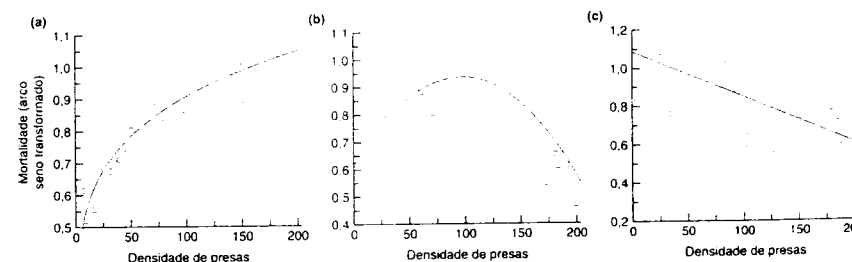



FIGURA 9.30 Efeito do custo de migração em predadores distribuídos em manchas de presas, em um modelo de simulação. O coeficiente de interferência, *m*, é 0,3 e levaria a uma dependência direta da densidade na ausência de um custo de migração. (a) Custo de migração baixo: a dependência direta da densidade é mantida. (b) Custo intermediário: uma relação "em domo". (c) Custo alto: dependência inversa da densidade (segundo Bernstein *et al.*, 1991).

de alimento contém diferentes substâncias químicas tóxicas indesejáveis. De modo geral, uma estratégia generalista seria favorecida se um consumidor tivesse mais a ganhar do que a perder em aceitar itens de qualidade baixa encontrados, em vez de ignorá-los e continuar sua busca. Discutimos esse tema no contexto da teoria da dieta ótima, cujo objetivo é prever a estratégia de forrageio a ser esperada sob condições especificadas.

O alimento em geral apresenta distribuição em mosaico, e os ecólogos têm um interesse especial sobre as preferências de consumidores pelas manchas que variam na densidade de alimento ou presas que contêm. Descrevemos os comportamentos que levam a distribuições agregadas e a natureza dos padrões de distribuição resultantes. As vantagens de um consumidor em despender mais tempo em manchas mais proveitosas são fáceis de observar. Contudo, a alocação detalhada de tempo em diferentes manchas é um problema sutil, dependendo dos diferenciais precisos em vantagem, do proveito médio do ambiente como um todo, da distância entre manchas, etc. Esse é o domínio da teoria do uso ótimo da mancha. As previsões da teoria do forrageio ótimo e da teoria do uso ótimo da mancha são modificadas quando existe um risco simultâneo de um consumidor ser predado.

Capítulo 10
A Dinâmica de Populações da Predação

10.1 Introdução: padrões de abundância e a necessidade de sua explicação

Trataremos agora dos efeitos da predação sobre a dinâmica das populações do predador e de sua presa, em que um levantamento mesmo limitado dos dados revela um variado rol de padrões. Existem certamente casos em que a predação exerce um efeito profundamente nocivo sobre a população de presas. Por exemplo, a joaninha "vedalia" (*Rodolia cardinalis*) é bastante conhecida por haver virtualmente erradicado a cochonilha-australiana (*Icerya purchasi*), uma praga que ameaçava a indústria cítrica da Califórnia no final da década de 1880 (ver Seção 15.2.5). Por outro lado, há muitos casos em que os predadores e os herbívoros não exercem um efeito aparente sobre a dinâmica ou a abundância de suas presas. O gorgulho (*Apion ulicis*), por exemplo, foi introduzido em muitas partes do mundo na tentativa de controlar a abundância do tojo (*Ulex europaeus*), tornando-se, com freqüência, um inseto bem-estabelecido. Entretanto, a situação no Chile é completamente típica, onde, apesar de o inseto comer em média a metade ou às vezes até 94% das sementes produzidas, não houve um impacto apreciável sobre a capacidade invasora do tojo (Norambuena e Piper, 2000).

Existem também exemplos que parecem mostrar populações de predadores e presas unidas por oscilações conjuntas em sua abundância (Figura 10.1), mas há muito mais exemplos em que as populações de predadores e presas exibem flutuações de sua abundância aparentemente independentes.

Evidentemente, uma das principais tarefas dos ecólogos consiste em tentar compreender os padrões da abundância predador-presa e explicar as diferenças entre um exemplo e o próximo. É igualmente evidente, contudo, que nenhum desses pares de populações de predadores e presas existe isoladamente, mas como partes de sistemas com múltiplas espécies, e que todas essas espécies são afetadas por condições ambientais. Esses temas mais amplos sobre o que determina a abundância de uma espécie serão abordados novamente no Capítulo 14. Todavia, como acontece com todo o processo complexo da ciência, não podemos compreender a complexidade integral sem uma compreensão razoável dos componentes – neste caso, populações de predadores e populações de presas. Portanto, este capítulo dedica-se às conseqüências das interações predador-presa para a dinâmica das populações em questão.

Inicialmente, será enfocado o uso de modelos simples para deduzir os efeitos produzidos pelos diferentes componentes das interações, examinando os efeitos separados antes de tentar compreender os efeitos combinados. Após, serão examinados dados de campo e experimentais, para ver se as deduções são confirmadas ou refutadas. De fato, os modelos simples são mais úteis, quando suas previsões *não* são sustentadas pelos dados reais – sempre que a razão da discrepância puder ser logo descoberta. A confirmação das previsões de um modelo permite a sua consolidação; sua refutação acompanhada de uma explicação posterior representa um progresso.

10.2 A dinâmica básica dos sistemas predador-presa e planta-herbívoro: uma tendência aos ciclos

Foram desenvolvidas duas séries principais de modelos para tentar compreender a dinâmica predador-presa. Ambos serão examinados neste capítulo. O primeiro (Seção 10.2.1) está baseado em equações diferenciais (e, portanto, se aplica mais facilmente às populações cuja reprodução é contínua), mas se baseia bastante em modelos gráficos simples (Rosenzweig e MacArthur, 1963). O segundo (Seção 10.2.3) utiliza equações em diferenças para representar interações hospedeiro-parasitóide com gerações discretas. Apesar desta limitação taxonômica, estes modelos possuem a vantagem de terem sido explorados matematicamente com rigor. (Observamos anteriormente que existem muitas espécies de parasitóides importantes.) Embora sejam explicadas separadamente, as duas séries de modelos têm, naturalmente, um objetivo comum (avançar nossa compreensão sobre a dinâmica predador-presa), e elas podem ser vistas como extremidades de um espectro de abordagens matemáticas que vai do discreto ao contínuo.

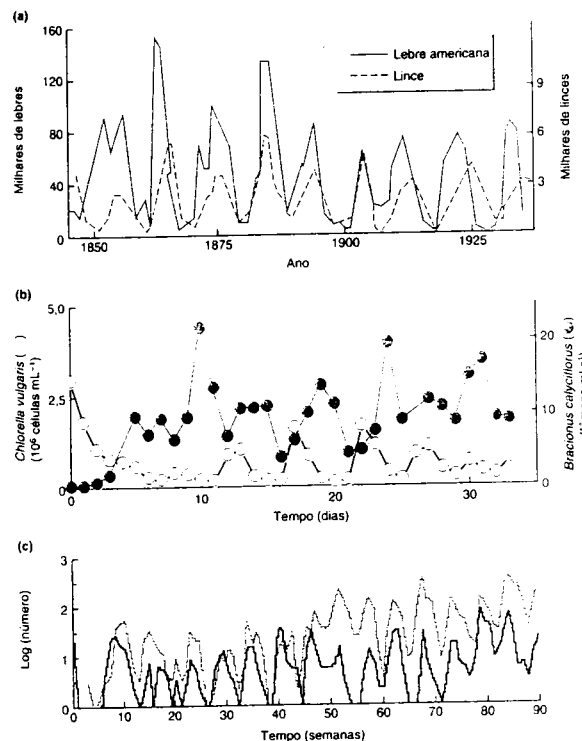



FIGURA 10.1 Oscilações conjuntas da abundância de predadores e presas. (a) A lebre americana (*Lepus americanus*) e o lince canadense (*Lynx canadensis*), conforme determinações baseadas no número de peles obtidas pela Hudson Bay Company (segundo MacLulick, 1937). (b) Rotíferos femininos partenogenéticos (*Bracionus calyciflorus*) (predadores, ●) e a alga verde unicelular (*Chlorella vulgaris*) (presa, ○), em culturas de laboratório (segundo Yoshida *et al.*, 2003). (c) O parasitóide (*Venturia canescens*) (——) e sua mariposa hospedeira (*Plodia interpunctella*) (------) em culturas de laboratório (segundo Bjørnstad *et al.*, 2001).

10.2.1 O modelo de Lotka-Volterra

O modelo com equação diferencial mais simples é conhecido (como o modelo de competição interespecífica) pelo nome dos seus criadores: Lotka-Volterra (Volterra, 1926; Lotka, 1932). Este modelo constitui um ponto de partida muito útil. O modelo possui dois componentes: P, o número de indivíduos presentes em uma população de predadores (ou consumidores), e N, o número de indivíduos ou biomassa existente em uma população de presas ou em uma população vegetal.

Inicialmente, admitimos que, na ausência de consumidores, a população de presas aumenta exponencialmente (ver Seção 5.9):

$$dN / dt = rN \qquad (10.1)$$

Porém, os indivíduos-presa são eliminados pelos predadores com uma taxa que depende da freqüência dos encontros predador-presa. Os encontros aumentarão com o número de predadores (P) e com o número de presas (N). No entanto, o número exato de presas encontradas e realmente consumidas dependerá da eficácia da busca e do ataque do predador: a, às vezes também chamada de "taxa de ataque". A taxa de consumo da presa, assim, será aPN e, de modo geral:

$$dN / dt = rN - aPN \qquad (10.2)$$

Na ausência de presas, admite-se que o número de predadores no modelo diminua exponencialmente por inanição:

$$dP / dt = -qP, \qquad (10.3)$$

em que q é a taxa de mortalidade dos predadores. Ele é contraposto pela natalidade de predadores, cuja taxa se supõe que depende só de dois aspectos: a taxa com que o alimento é consumido, aPN, e a eficácia do predador, f, para converter seu alimento em descendentes do predador. Por isso, a taxa de natalidade do predador é $faPN$ e, de modo geral:

$$dP / fdt = faPN - qP \qquad (10.4)$$

As Equações 10.2 e 10.4 constituem o modelo de Lotka-Volterra.

As propriedades deste modelo podem ser investigadas pela descoberta das isolinhas zero. Na Seção 8.4.1, as isolinhas zero foram descritas para os modelos de competição de duas espécies. Aqui, existem isolinhas zero separadas para predador e presa, sendo que uma é representada em um gráfico da densidade da presa (eixo x) em relação à densidade do predador (eixo y). Cada uma representa uma linha de união das combinações das densidades do predador e da presa que levam a uma população inalterável de presas ($dN / dt = 0$; isolinha zero da presa) ou a uma população inalterável do predador ($dP / dt = 0$; isolinha zero do predador). Uma vez representada a isolinha zero para a presa, sabemos que as combinações a um lado desta conduzem à diminuição da presa, enquanto as combinações no outro lado conduzem a um aumento. Desse modo, e como veremos adiante, se representarmos no mesmo gráfico as isolinhas zero para a presa e para o predador, podemos começar a determinar o padrão da dinâmica das populações conjuntas do predador e da presa.

No caso da presa (Equação 10.2), quando:

$$dN / dt = 0, \; rN = aPN \qquad (10.5)$$

ou:

$$P = r / a \qquad (10.6)$$

Assim, como r e a são constantes, a isolinha zero da presa é uma linha para a qual P é uma constante (Figura 10.2a). Abaixo dela, a abundância do predador é baixa e a da presa aumenta; acima dela, a abundância do predador é alta e a da presa diminui.

Da mesma forma, para os predadores, quando:

$$dP / dt = 0, \; faPN = qP \qquad (10.7)$$

ou:

$$N = q / fa \qquad (10.8)$$

Portanto, a isolinha zero do predador é uma linha ao longo da qual N é constante (Figura 10.2b). Para a esquerda, a abundância de presas é baixa e a de predadores diminui; para a direita, a abundância de presas é alta e a de predadores aumenta.

A junção das duas isolinhas (Figura 10.2c) mostra o comportamento das populações conjuntas. A abundância de predadores aumenta quando há um grande número de presas, mas isso leva a um aumento da pressão de predação sobre as presas e, desse modo, a uma redução da abundância das mesmas. Isto, então, conduz a uma escassez de alimento para os predadores e a um decréscimo da abundância dos mesmos, o que provoca um abrandamento da pressão de predação e um aumento da abundância de presas, que leva a um aumento da abundância de predadores e assim sucessivamente (Figura 10.2d). Desse modo, as populações de predadores e presas são submetidas a "oscilações acopladas" em abundância, que continuam indefinidamente.

O modelo de Lotka-Volterra é adequado para mostrar a tendência subjacente nas interações predador-presa, de forma a gerar flutuações na população da presa que são seguidas por flutuações da população do predador. Entretanto, o comportamento detalhado do modelo não deve ser muito considerado, porque os ciclos que ele exibe são "estruturalmente estáveis", mostrando "estabilidade neutra", isto é, as populações seguem precisamente os mesmos ciclos, indefinidamente, mas até que alguma influência externa as desloquem para novos valores, após o que seguem indefinidamente novos ciclos (Figura 10.2e). Naturalmente, na prática, os ambientes mudam, e as populações seriam continuamente "deslocadas para novos valores". Uma população seguindo o modelo de Lotka-Volterra, por isso, não exibiria ciclos regulares, mas sim flutuaria erraticamente, devido a perturbações repetidas. No mesmo instante em que iniciasse um ciclo, ela seria desviada para um novo ciclo.

Para que uma população exiba ciclos regulares e reconhecíveis, tais ciclos, por sua vez, devem ser estáveis: quando uma influência externa muda o nível da população, deve haver uma tendência a voltar ao ciclo original. De fato, como veremos posteriormente, os modelos predador-presa (mais além das suposições fortemente limitantes do modelo de Lotka-Volterra) são capazes de gerar uma ampla gama de padrões de abundância: pontos de equilíbrio estável, ciclos multigeracionais, ciclos de uma geração, caos, etc. – uma gama repetida em exames de populações reais. O desafio é descobrir que luz os modelos podem lançar sobre o comportamento de populações reais.

10.2.2 Atraso na dependência da densidade

O mecanismo básico que gera as oscilações acopladas é uma série de "*respostas numéricas*" com atrasos no tempo, ou seja, mudanças na abundância de uma espécie em resposta à abundância das outras espécies. Primeiro se dá um atraso no tempo entre "muitas presas" e "muitos predadores" (que surge porque a resposta da abundância dos predadores à abundância alta de presas *não pode* ocorrer instantaneamente). Pode produzir-se então um outro atraso no tempo entre "muitos predadores" e "poucas presas", e posteriormente entre "poucas presas" e "poucos predadores", e assim por diante. Portanto, na prática, mesmo onde

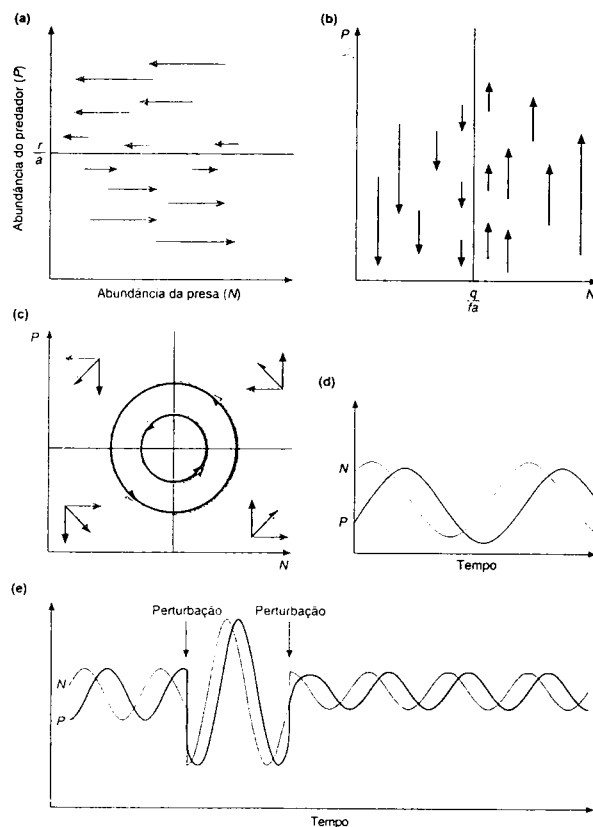



FIGURA 10.2 O modelo de Lotka-Volterra para a dinâmica predador-presa. (a) Isolinha zero da presa, com a sua abundância (*N*) aumentando (seta da esquerda para a direita) quando a densidade do predador é mais baixa (*P* baixa) e diminuindo quando as densidades do predador são mais altas. (b) Isolinha zero do predador, com a abundância de predadores aumentando (setas apontando para cima) quando as densidades da presa aumentam e diminuindo quando as densidades da presa são mais baixas. (c) Quando as isolinhas zero são combinadas, as setas também podem ser combinadas, e estas setas conjuntas progridem em círculos no sentido anti-horário. Em outras palavras, a população conjunta se desloca com o tempo desde uma situação com poucos predadores / poucas presas (parte inferior à esquerda, em [c]), para poucos predadores / muitas presas (parte inferior à direita), para muitos predadores / muitas presas, para muitos predadores / poucas presas e de novo para poucos predadores / poucas presas. Observe, contudo, que a abundância mais baixa da presa ("às 9 em ponto") aparece um quarto de um ciclo antes da abundância mais baixa do predador ("às 6 em ponto" – no sentido anti-horário). (d) Representação numérica, em função do tempo, destes ciclos acoplados da abundância do predador e da presa, os quais continuam indefinidamente. Contudo, como mostrado em (e), estes ciclos exibem uma estabilidade neutra: eles continuam indefinidamente se não forem perturbados, mas cada perturbação que leva a uma nova abundância inicia uma nova série de ciclos com estabilidade neutra, ao redor das mesmas médias, mas com uma amplitude diferente.

existam oscilações acopladas, a forma exata delas provavelmente reflete os atrasos variados, e resistências, das diferentes respostas numéricas. Certamente, em populações reais, as formas das aparentes oscilações acopladas são variadas, e nem todas simétricas como aquelas geradas pelo modelo de Lotka-Volterra (ver Figura 10.1).

É relativamente difícil demonstrar as tendências reguladoras do atraso na dependência da densidade

Estas respostas são dependentes da densidade (ver Seção 5.2): elas atuam para reduzir o tamanho de populações relativamente grandes e permitir o crescimento de populações relativamente pequenas. Varley (1947) introduziu os termos "atraso na dependência da densidade" para descrevê-las. A intensidade de um efeito atrasado dependente da densidade está relacionado não à abundância em curso (que seria *diretamente* dependente da densidade), mas à abundância em algum momento do passado. Comparada com a dependência direta da densidade, é relativamente difícil demonstrar o atraso na dependência da densidade. Para entender este aspecto, podemos examinar as oscilações acopladas produzidas por um modelo determinado de parasitóide-hospedeiro, mostrado na Figura 10.3a (Hassell, 1985). Sem entrar em detalhes do modelo, observe que as oscilações estão amortecidas: ao longo do tempo, elas se tornam gradualmente menores, até que seja alcançado um equilíbrio estável. A população de presas, sujeita a atraso na dependência da densidade, apresenta um tamanho regulado pelo predador. Na Seção 5.6, demonstramos a dependência da densidade ao representar os valores *k* em função do logaritmo da

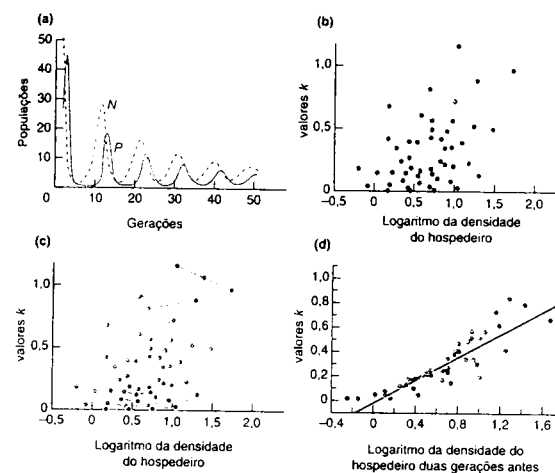



FIGURA 10.3 Atraso na dependência da densidade. (a) Modelo de parasitóide-hospedeiro seguido durante 50 gerações: apesar das oscilações, o parasitóide tem um efeito regulador sobre a população do hospedeiro. (b) Para o mesmo modelo, o valor *k* da mortalidade da geração representado em função do logaritmo da densidade do hospedeiro: não se verifica uma relação clara da dependência da densidade. (c) Os pontos de (b) unidos em série de geração para geração: eles descrevem um espiral no sentido anti-horário – uma característica do atraso da dependência da densidade (segundo Hassell, 1985). (d) O valor *k* da mortalidade da geração representado em função do logaritmo da densidade do hospedeiro duas gerações antes: novamente é aparente uma clara relação do atraso da dependência da densidade.

densidade, mas quando representamos os valores *k* da mortalidade induzida pelo predador, em função do logaritmo da densidade da presa nessa geração (Figura 10.3b), nenhuma relação clara é aparente. Por outro lado, quando os pontos são unidos entre si, uma geração atrás da outra (Figura 10.3c), observa-se que eles descrevem um espiral no sentido anti-horário. Este traçado em espiral é característico do atraso na dependência da densidade. Neste caso, uma vez que as oscilações são amortecidas, os pontos percorrem um trajeto para o interior da espiral em direção ao ponto de equilíbrio. Além disso, quando representamos os valores *k* da mortalidade induzida pelo predador em função do logaritmo da densidade da presa *duas gerações antes* (Figura 10.3d), o atraso na dependência da densidade se manifesta claramente pela relação positiva característica da dependência da densidade em geral. Na verdade, o fato de um atraso de duas gerações dar uma melhor relação de ajuste, em relação a atrasos mais curtos ou mais longos, nos mostra que duas gerações é a nossa melhor estimativa do atraso neste caso.

É relativamente fácil revelar os efeitos reguladores da dependência atrasada da densidade na população-modelo como na Figura 10.3, pois ela não está submetida a flutuações do ambiente natural, não está sujeita a ataques dependentes da densidade de qualquer outro predador, às inexatidões dos erros de amostragem, e assim por diante. Entretanto, esta qualidade de dados raramente está sempre disponível quando se trata de populações naturais ou mesmo experimentais. No Capítulo 14, retornaremos à questão da revelação e integração dos efeitos da dependência atrasada da densidade em um cômputo geral sobre o que determina a abundância. Por ora, contudo, esta discussão destaca a relação entre "regulação" e "estabilidade" nas interações predador-presa. As populações naturais de predadores e presas tendem a exibir flutuações menos violentas e menos regulares do que aquelas geradas por modelos mais simples. A maior parte do que resta deste capítulo descreve a busca de explicações para esses padrões e para as variações na dinâmica dos padrões de caso a caso. Uma população que permanece aproximadamente constante em tamanho fornece uma evidência da existência de forças tanto reguladoras quanto estabilizadoras. A dependência atrasada da densidade de uma interação predador-presa "regula", no sentido que atua fortemente sobre as populações grandes e apenas fracamente sobre as populações pequenas. Todavia, como já vimos, dificilmente se pode dizer que, tipicamente, ela atue para estabilizar qualquer das populações. Portanto, o que segue na continuação deste capítulo é, em grande parte, a busca das forças estabilizadoras que poderiam complementar as forças reguladoras (atrasadas) que inerentemente ocorrem na interação predador-presa.

10.2.3 O modelo de Nicholson-Bailey

Retornando agora aos parasitóides, o modelo básico (Nicholson e Bailey, 1935) não é tão realista, embora seja uma base razoável como ponto de partida. Seja H_t o número de hospedeiros e P_t o número de parasitóides na geração *t*; *r* é a taxa intrínseca de crescimento natural do hospedeiro. Se H_a é o número de hospedeiros atacados pelos parasitóides (na geração *t*), admitindo que não há competição intra-

específica entre os hospedeiros (crescimento exponencial – ver Seção 4.7.1) e que cada hospedeiro pode sustentar apenas um parasitóide (o caso mais comum):

$$H_{t+1} = e^{r}(H_t - H_a), \quad (10.9)$$

$$P_{t+1} = H_a \quad (10.10)$$

Em outras palavras, os hospedeiros que não são atacados se reproduzem e os que são atacados não produzem hospedeiros, mas sim parasitóides.

Para derivar uma fórmula simples para H_a, considere-se E_t como o número de encontros hospedeiro-parasitóide na geração t. Se A é a eficiência de busca do parasitóide, então:

$$E_t = AH_tP_t \quad (10.11)$$

e

$$E_t/H_t = AP_t \quad (10.12)$$

Observe a semelhança com a fórmula da Equação 10.2. Lembre, contudo, que estamos tratando de parasitóides e que, portanto, um único hospedeiro pode ser atacado várias vezes, embora apenas um encontro leve ao parasitismo com êxito (isto é, somente um parasitóide se desenvolve). Os predadores, ao contrário, eliminariam sua presa e impediriam reencontros.

um modelo baseado em encontros aleatórios

Se admitirmos que os encontros (ou ataques) ocorrem mais ou menos aleatoriamente, as proporções dos hospedeiros atacados zero, uma, duas ou mais vezes são dadas pelos termos sucessivos de uma "distribuição de Poisson" apropriada (ver qualquer livro-texto de estatística básica). A proporção que não é atacada, p_o, seria dada por e^{-E_t/H_t}, e, desse modo, a proporção que *é* atacada (uma ou mais vezes) é $1 - e^{-E_t/H_t}$. O número atacado é, então:

$$H_a = H_t(1 - e^{-E_t/H_t}) \quad (10.13)$$

Usando esta equação e a 10.12 para substituir nas Equações 10.9 e 10.10, obtemos:

$$H_{t+1} = H_te^{(r-AP_t)} \quad (10.14)$$

$$P_{t+1} = H_t(1 - e^{(-AP_t)}) \quad (10.15)$$

... dando origem a oscilações acopladas instáveis

Este é o modelo básico de Nicholson-Bailey de uma interação hospedeiro-parasitóide. Seu comportamento faz lembrar o do modelo de Lotka-Volterra, mas este é ainda menos estável. Existe a possibilidade de uma combinação no equilíbrio das duas populações, mas mesmo a mínima perturbação a partir deste equilíbrio leva a oscilações acopladas divergentes.

10.2.4 Ciclos de uma geração

As oscilações acopladas geradas pelos modelos básicos de Lotka-Volterra e Nicholson-Bailey consistem em ciclos multigeracionais, ou seja, existem várias gerações entre os picos (ou depressões) sucessivos e tais oscilações situam-se no centro da maioria das tentativas para compreender a dinâmica cíclica predador-presa. No entanto, outros modelos de sistemas hospedeiro-parasitóide (e hospedeiro-patógeno) são capazes de gerar oscilações acopladas durante apenas *uma* geração de hospedeiros (Knell, 1998; ver a Figura 10.1c, por exemplo). Por outro lado, tais "ciclos de geração" podem também ocorrer em uma população por outras razões que não uma interação predador-presa – especificamente como resultado de competição entre classes de idade dentro de uma população (Knell, 1998).

Os ciclos de gerações predador-presa se produzem essencialmente quando o tempo de geração do consumidor é aproximadamente a metade do de seu hospedeiro – como freqüentemente ocorre. Qualquer pequeno pico na abundância do hospedeiro tende a gerar um pico adicional na abundância do hospedeiro na geração posterior deste. Porém, qualquer pico associado de abundância do consumidor ocorre ao final de um período com a metade do tempo de geração do hospedeiro, criando uma depressão da abundância do hospedeiro entre os picos gêmeos. Esta depressão do hospedeiro cria uma adicional depressão deste na geração seguinte, mas uma depressão do consumidor coincide com o próximo pico do hospedeiro. Assim, os consumidores passam por alternância de "banquetes" e "penúrias", que acentuam os pequenos picos e depressões originais da abundância do hospedeiro, e, portanto, promovem ciclos de uma geração (Figura 10.4).

10.2.5 Ciclos predador-presa na natureza: existem?

A tendência inerente que as interações predador-presa têm de gerar oscilações acopladas da abundância criou uma expectativa de ocorrência de tais oscilações em populações reais. Contudo, existem muitos aspectos importantes da ecologia de predadores e presas que não têm sido considerados nos modelos derivados até agora. E, conforme será mostrado nas seções subseqüentes, esses aspectos podem modificar bastante nossas expectativas. Certamente, ainda que uma população exiba oscilações regulares, isto não necessariamente fornece uma sustentação para os modelos de Lotka-Volterra, de Nicholson-Bailey ou qualquer outro modelo simples. Na Seção 5.8, examinamos os ciclos gerados por competição intra-específica, e, em capítulos subseqüentes, veremos diversas outras rotas para ciclos (ver também Kendall *et al.*, 1999). Neste ponto, contudo, é importante mencionar que, mesmo quando os predadores ou as presas exibem ciclos regulares de abundância, nunca é fácil demonstrar que eles são ciclos *predador-presa*.

lebre e lince: não são ... predador e presa que aparentam ser

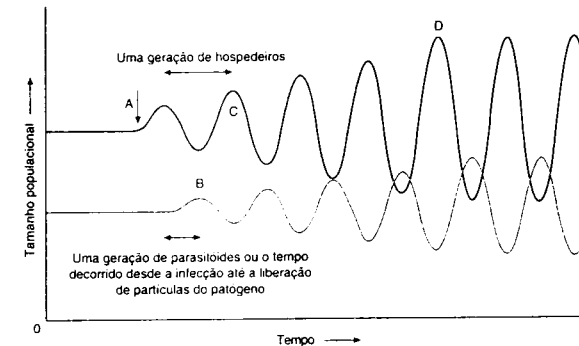



FIGURA 10.4 Representação esquemática de como um parasitóide ou patógeno pode gerar ciclos acoplados na abundância do hospedeiro e de si próprio, que representam aproximadamente um período de uma geração de hospedeiro. Para isso, o parasitóide ou patógeno precisa ter um período de geração de aproximadamente a metade do de seu hospedeiro. Qualquer aumento na abundância do hospedeiro (A) primeiramente dará origem a um aumento da abundância do parasitóide na geração seguinte deste (B), bem como a um aumento na abundância do hospedeiro na sua geração seguinte (C). Todavia, o pico do parasitóide em B também originará uma depressão coincidente do hospedeiro, que provocará uma depressão do parasitóide em C, fortalecendo o pico do hospedeiro naquele ponto. Este fortalecimento mútuo continuará até que os ciclos persistentes com duração de uma geração do hospedeiro, D, se tornem estabelecidos (segundo Knell, 1998; de Godfray e Hassell, 1989).

As oscilações regulares na abundância da lebre e do lince canadense mostradas na Figura 10.1a têm sido consideradas para resumir os ciclos predador-presa. Recentemente, contudo, as evidências têm indicado de forma progressiva que mesmo este padrão aparente não é tão constante como parecia. As manipulações realizadas no campo constituem uma ferramenta poderosa para sugerir quais as forças que normalmente atuam: se essas forças forem retiradas ou exageradas, o ciclo é eliminado ou aumentado? Uma série completa de experimentos coordenados realizados no campo indicou que a lebre cíclica não é simplesmente uma presa do lince (e de outros predadores na comunidade), nem simplesmente um predador dos seus recursos alimentares vegetais: o ciclo só pode ser compreendido se levarmos em consideração suas interações como uma presa e como um predador (Krebs *et al.*, 2001). Além disso, a análise estatística moderna da série temporal de abundâncias tende a confirmar isto: a série da lebre mantém uma "estrutura" relativamente complexa, sugerindo a influência dos seus predadores e do seu alimento, enquanto a série do lince tem uma estrutura mais simples, sugerindo a influência apenas da sua presa (lebre) (Stenseth *et al.*, 1997; ver também Seção 14.5.2). O que tem sido tão freqüentemente descrito como um ciclo predador-presa parece com mais exatidão tratar-se de um predador ligado a uma espécie que é predador e presa.

mariposas e dois inimigos naturais

Os ciclos de uma geração, aparentemente acoplados, ligando uma mariposa hospedeira (*Plodia interpunctella*) e seu parasitóide (*Venturia canescens*) foram mostrados na Figura 10.1c. Neste caso, os perigos de concluir precipitadamente que estes são ciclos predador-presa são salientados pelo fato de o hospedeiro também exibir ciclos com duração da geração, quando mantido sozinho sem quaisquer inimigos naturais, e também quando mantido com um outro inimigo, um granulovírus (Figura 10.5). Contudo, usando métodos similares aos aplicados à série temporal lebre-lince (Bjørnstad *et al.*, 2001), foi possível confirmar que os ciclos na Figura 10.1c são realmente oscilações acopladas. Os ciclos só do hospedeiro têm no seu interior simplesmente a assinatura de competição intra-específica, e o vírus parece modular este padrão, mas não altera sua estrutura básica (ou seja, os padrões na Figura 10.5 *não* são ciclos predador-presa). Entretanto, os ciclos do hospedeiro e do parasitóide na Figura 10.1c mantêm a mesma e mais complexa assinatura que indica uma interação predador-presa fortemente acoplada (ver também Seção 12.7.1).

Retornaremos à questão de ciclos na Seção 14.6, sendo parte de uma exploração mais geral de como os fatores bióticos e abióticos, em toda a sua gama, se reúnem para determinar o nível e o padrão de uma abundância de população. Na verdade, alguns desses ciclos são discutidos anteriormente.

10.3 Efeitos do adensamento

A partir das interações predador-presa modeladas até agora, talvez a omissão mais óbvia tenha sido reconhecer que a abundância de presas pode ser limitada por outras presas e a abundância de predadores por outros predadores. As presas são progressivamente afetadas pela competição intra-específica, à medida que sua abundância aumenta. Os predadores, igual-

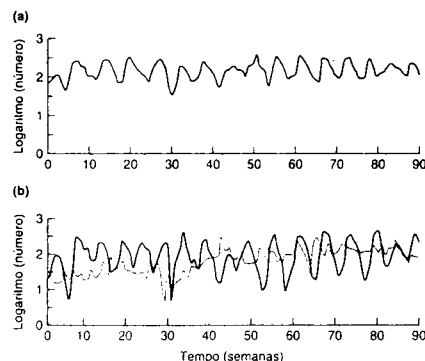



FIGURA 10.5 Ciclos do hospedeiro com duração da geração na mariposa *Plodia interpunctella* (a) sozinha (linha preta) e (b) com um granulovírus (linha marrom). Estas dinâmicas podem ser comparadas com as da Figura 10.1c. A despeito de uma semelhança superficial em padrões, a análise indica que aqueles em (a) são gerados por competição intra-específica; aqueles em (b) são simplesmente versões moduladas daqueles em (a) e, portanto, não representam ciclos predador-presa. Contudo, aqueles na Figura 10.1c são ciclos predador-presa (segundo Bjornstad *et al.*, 2001).

mente, provavelmente são limitados em densidades altas pela disponibilidade de locais de repouso ou de refúgios, completamente desvinculada de sua interação com seu recurso mais óbvio, suas presas.

De maneira mais geral, nos modelos discutidos até aqui, assume-se que os predadores consomem presas em uma taxa que depende apenas da abundância destas (na Equação 10.2, por exemplo, a taxa de consumo por predador é simplesmente aN). Na realidade, a taxa de consumo muitas vezes dependerá também da abundância dos próprios predadores. Mais obviamente, a escassez de alimento – a abundância de presa *por predador* – comumente resultará em uma redução na taxa de consumo por indivíduo, à medida que a densidade de predadores aumenta. No entanto, mesmo quando o alimento não é limitado, a taxa de consumo pode ser reduzida por vários processos conhecidos coletivamente como interferência mútua (Hassell, 1978). Por exemplo, muitos consumidores exibem um comportamento interativo com outros membros de sua população, levando menos tempo para se alimentar e, portanto, abaixando a taxa geral de alimentação. Os beija-flores, por exemplo, defendem ativa e agressivamente as fontes ricas em néctar. Alternativamente, um aumento na densidade de consumidores pode levar a um aumento na taxa de emigração ou no roubo de alimento entre os consumidores (como em muitas gaivotas) ou as próprias presas podem responder à presença de consumidores e se tornar menos disponíveis para a captura. Todos estes mecanismos originam um declínio da taxa de consumo por predador com o aumento da densidade de predadores. A Figura 10.6a, por exemplo, mostra uma redução expressiva na taxa de consumo com a abundância, mesmo em densidade baixas do caranguejo *Carcinus aestuarii* forrageando o mexilhão *Musculista senhousia*. Na Figura 10.6b, por outro lado, observa-se que a taxa de abate exibida pelos lobos (*Canis lupus*), predando o alce americano (*Alces alces*), em Isle Royale National Park, Michigan, EUA, foi a mais baixa com a maior quantidade de lobos.

10.3.1 Adensamento no modelo de Lotka-Volterra

Os efeitos da competição intra-específica e de um declínio na taxa de consumo de um predador com a densidade de predadores podem ser investigados através da modificação das isolinhas do modelo de Lotka-Volterra. Os detalhes da incorporação da competição intra-específica na isolinha zero da presa foram descritos por Begon *et al.*, (1990), mas o resultado final (Figura 10.7a) pode ser compreendido sem referência a esses detalhes. Em densidades baixas de presas não há competição intra-específica e a isolinha da presa é horizontal no modelo de Lotka-Volterra. Todavia, à medida que a densidade aumenta, progressivamente as densidades das presas abaixo da isolinha (aumento de presas) devem ser colocadas acima da isolinha (diminuição de presas), por causa dos efeitos da competição intra-específica. Portanto, a isolinha é progressivamente diminuída até que alcance o eixo da presa na capacidade de suporte, K_N. Isto significa que a presa pode apenas escassamente se manter, mesmo na ausência de predadores.

Como vimos, a isolinha do predador no modelo de Lotka-Volterra é vertical. Isto por si só reflete a suposição que a capacidade de uma população de predadores para aumentar em abundância é determinada pela abundância absoluta da presa, independente do número de predadores. Entretanto, se a interferência mútua entre os predadores aumentar, então a taxa de consumo individual declinará com a abundância de predadores, e presas adicionais serão necessárias para manter uma população de predadores de qualquer tamanho. A isolinha zero do predador irá afastar-se progressivamente da vertical (Figura 10.7b). Além disso, em densidades elevadas, a competição por outros recursos imporá um limite superior à população de predadores (uma isolinha horizontal), independentemente do número de presas (Figura 10.7b).

predação dependente da razão

Uma modificação alternativa é abandonar completamente a suposição de que a taxa de consumo depende de somente da disponibilidade absoluta de presas, e assumir, em vez disso, uma predação dependente da razão (Arditi e Ginzburg, 1989), embora esta alternativa tenha sido criticada (ver Abrams, 1997; Vucetich *et al.*, 2002). Neste caso, a taxa de consumo depende da razão de presas para predadores, e uma razão específica precisa ser ultrapassada para que os predadores aumentem em abundância: uma isolinha zero em diagonal, passando pela origem (Figura 10.7c). A evidência da predação dependente da razão é ilustrada, por exemplo, pelo estudo dos lobos e alces americanos na Figura 10.6c.

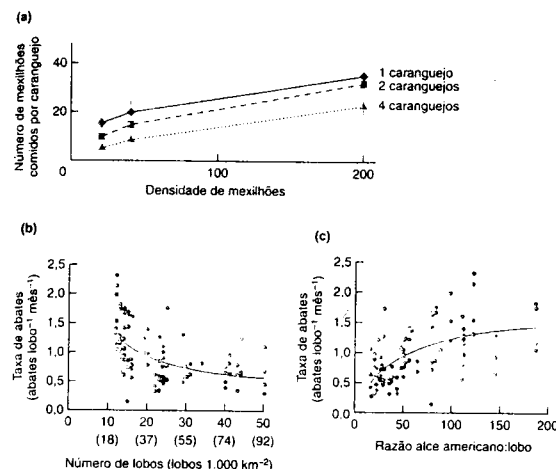



FIGURA 10.6 (a) Interferência mútua entre caranguejos, *Carcinus aestuarii*, consumindo mexilhões, *Musculista senhousia*. ◆, 1 caranguejo; ■, 2 caranguejos; ▲, 4 caranguejos. Quanto maior a quantidade de caranguejos, mais baixa é a sua taxa de consumo *per capita* (segundo Mistri, 2003). (b) Interferência mútua entre lobos, *Canis lupus*, predando o alce americano, *Alces alces*. (c) Os mesmos dados, mas com a taxa de abate exibida pelos lobos representada em função da razão alce americano:lobo. A curva ajustada assume que a taxa de abate depende desta razão, mas também que os lobos podem se tornar "saturados" em densidades elevadas de alce americano (ver Seção 10.4.2). Esta curva se ajusta melhor do que qualquer outra para a qual a taxa de abate depende da densidade de predadores (por exemplo, [b]) ou da densidade de presas. ([b, c] segundo Vucetich *et al.*, 2002).

Os efeitos prováveis do adensamento em cada uma das duas populações podem agora ser deduzidos pela combinação da isolinha de predador e presa (Figura 10.7d). As oscilações são ainda aparentes na maior parte, mas estas não exibem estabilidade neutra. Em vez disso, elas são amortecidas, de modo que convergem para um equilíbrio estável. As interações predador-presa, em que uma ou ambas as populações são substancialmente autolimitadas, portanto, têm probabilidade de exibir padrões de abundância relativamente estáveis, isto é, em que as flutuações em abundância são relativamente leves.

Mais particularmente, quando o predador é relativamente ineficiente, ou seja, quando são necessárias muitas presas para manter uma população de predadores (curva [ii] na Figura 10.7d), as oscilações são amortecidas rapidamente, mas a abundância de equilíbrio de presas (N^*) não é menor do que o equilíbrio na ausência de predadores (K_N). Ao contrário, quando os predadores são mais eficientes (curva [i]), N^* é mais baixa e a densidade de equilíbrio de predadores, P^*, é mais alta – mas a interação é menos estável (as oscilações são mais persistentes). Além disso, se os predadores forem muito fortemente autolimitados, a abundância pode absolutamente não oscilar (curva [iii]): mas P^* tenderá a ser baixa, enquanto N^* tenderá a ser não muito menor do que K_N. Portanto, para interações em que há adensamento, parece haver um contraste entre aquelas em que a densidade de predadores é baixa, a abundância de presas é pouco afetada e os padrões de abundância são estáveis, e aquelas em que a densidade de predadores é mais alta e a abundância de presas é reduzida mais drasticamente, mas os padrões de abundância são menos estáveis. (A Figura 10.7d não usa a predação dependente da razão, mas uma isolinha do predador com uma inclinação mais íngreme em um modelo dependente da razão [predação mais eficiente] pode ser equiparada, para as finalidades presentes, a uma isolinha que surge junto à origem na figura – isto é, a curva [i] em vez da curva [ii].)

Conclusões essencialmente semelhantes emergem das modificações do modelo de Nicholson-Bailey, que incorpora os efeitos simples (logísticos) do adensamento entre os hospedeiros ou a interferência mútua entre os predadores (Hassell, 1978).

Seria difícil citar exemplos de dados que proporcionam a influência estabilizante da auto-limitação sobre a dinâmica predador-presa, simplesmente porque seria impossível comparar as dinâmicas de populações com e sem tal auto-limitação. Por outro lado, populações de predadores e presas com dinâmicas relativamente estáveis são comuns, como o são as forças estabilizantes de autolimitação que discutimos aqui. Para tomar um exemplo mais específico, existem dois grupos de roedores primariamente herbívoros com distribuição ampla no Ártico: os roedores microtíneos (lemingues e raros silvestres) e os esquilos da terra. Os microtíneos são célebres por suas dramáticas flutuações cíclicas em abundância (ver Capítulo 14), mas os esquilos da terra apresentam populações que

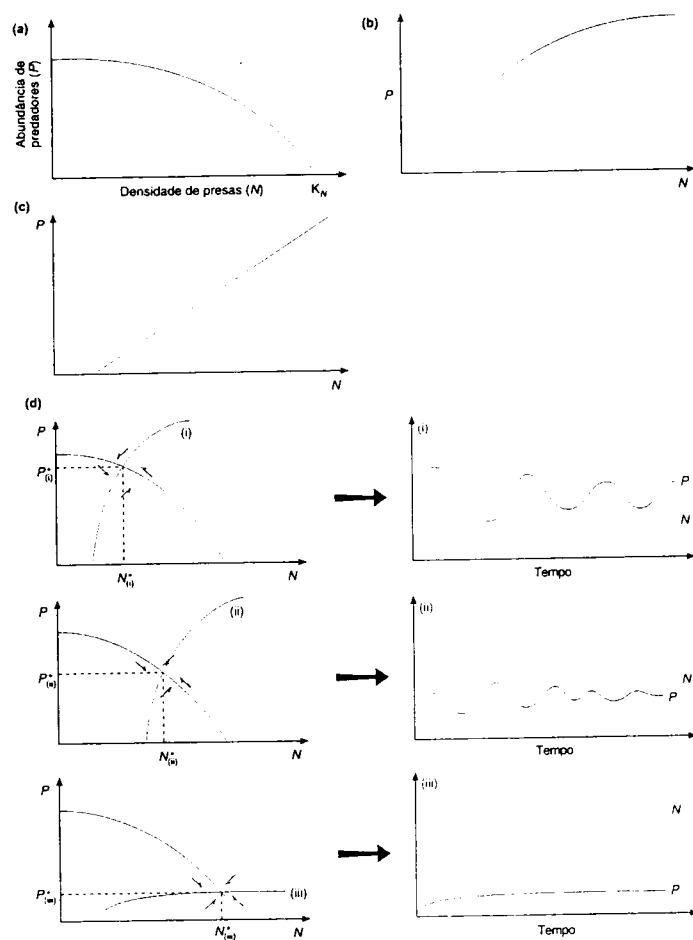



FIGURA 10.7 (a) Uma isolinha zero da presa sujeita ao adensamento. Em densidades mais baixas de presas, esta é igual à isolinha do modelo de Lotka-Volterra, mas quando a densidade alcança a capacidade de suporte (K_N), a população pode apenas escassamente se manter, mesmo na ausência completa de predadores. (b) Uma isolinha zero do predador sujeita ao adensamento (ver texto). (c) Uma isolinha zero do predador, quando existe uma razão presa:predador dependente da predação. (d) Isolinha zero da presa combinada com as isolinhas zero do predador, com níveis crescentes de adensamento: (i), (ii) e (iii). P^* é a abundância de equilíbrio de predadores e N^* é a abundância de equilíbrio de presas. A combinação (i) é a menos estável (oscilações mais persistentes) e tem o máximo de predadores e o mínimo de presas: os predadores são relativamente eficientes. Predadores menos eficientes, como em (ii), originam uma diminuição na abundância de predadores, um aumento na abundância de presas e oscilações menos persistentes. A forte auto-limitação de predadores (iii) pode eliminar completamente as oscilações, mas P^* é baixa e N^* fica próxima à K_N.

permanecem notavelmente constantes ano após ano, especialmente em campina aberta e tundra. De maneira significativa, nesses locais, os esquilos da terra parecem ser fortemente autolimitados pela disponibilidade de alimento, por hábitats adequados para fazer suas tocas e pelo seu próprio comportamento espacial (Karels e Boonstra, 2000).

quão importante é a interferência mútua na prática?

Em um tom de cautela, entretanto, Umbanhowar e colaboradores (2003), por exemplo, não conseguiram encontrar evidência de interferência mútua em estudo de campo do parasitóide *Tachinomyia similis* atacando seu hospedeiro, a mariposa *Orgyia vetusta*. A força da interferência mútua pode muitas vezes ter sido exagerada, ao forçar predadores a forragear em ambientes artificiais, sob densidades muito mais altas do que as experimentadas na natureza. Esta advertência é importante, pois uma força ecológica potente em modelos ou no laboratório, pode, entretanto, muitas vezes ser trivial, na prática, em populações naturais. Contudo, há poucas dúvidas de que a autolimitação em suas variadas formas freqüentemente desempenha um papel-chave na formulação da dinâmica predador-presa.

10.4 Respostas funcionais

Tendo examinado anteriormente a relação entre a taxa de consumo de um predador e a abundância do próprio predador, retornamos agora ao efeito da abundância da presa sobre esta taxa de consumo, a chamada resposta funcional (Solomon, 1949). A seguir, descreveremos os três tipos principais de resposta funcional (Holling, 1959), antes de considerar como podem modificar a dinâmica predador-presa.

10.4.1 Resposta funcional do tipo 1

Sendo a mais básica, a resposta funcional do tipo 1 é aquela assumida pelas equações de Lotka-Volterra: a taxa de consumo cresce linearmente com a densidade de presas (indicada pela constante, *a*, na Equação 10.2). Um exemplo está ilustrado na Figura 10.8. A taxa com que *Daphnia magna* consumia células de levedura crescia linearmente quando a densidade de

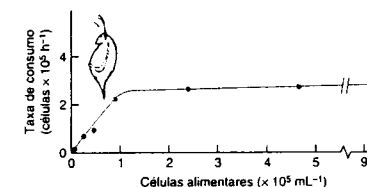



FIGURA 10.8 Resposta funcional do tipo 1 de *Daphnia magna*, em diferentes concentrações da levedura *Saccharomyces cerevisiae* (segundo Rigler, 1961).

células variava. Isto acontecia porque as células de levedura eram extraídas por *D. magna* de um volume constante de água que passava através de um aparelho de filtragem e a quantidade extraída, por isso, aumentava linearmente com a concentração de alimento. Acima de 10^5 células mL^{-1}, no entanto, *D. magna* não era capaz de deglutir todo o alimento que filtrava. Portanto, ela ingeria o alimento a uma taxa máxima (platô), independentemente da sua concentração.

10.4.2 Resposta funcional do tipo 2

A resposta funcional observada com mais freqüência é a do "tipo 2", em que a taxa de consumo aumenta com a densidade da presa, mas desacelera gradualmente até alcançar um platô, no qual a taxa de consumo permanece constante, independente da densidade da presa. (De maneira realista, mesmo uma resposta do tipo 1 deve apresentar um platô, como no exemplo anterior. A distinção está entre a desaceleração de uma resposta do tipo 2 e a linearidade da resposta do tipo 1.) A Figura 10.9 mostra respostas do tipo 2 para um carnívoro, um herbívoro e um parasitóide.

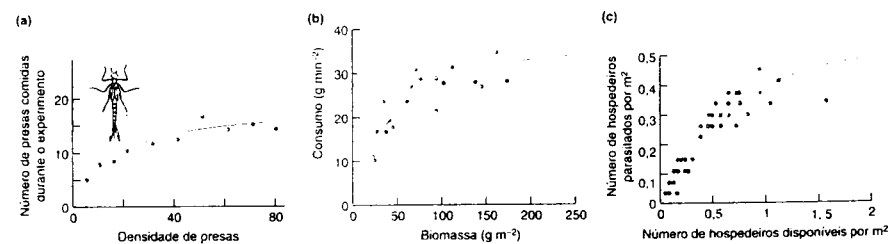



FIGURA 10.9 Respostas funcionais do tipo 2. (a) Ninfas da mosca *Ishnura elegans* no décimo instar comendo *Daphnia* com tamanhos aproximadamente constantes (segundo Thompson, 1975). (b) Bisão (*Bison bison*) consumindo a ciperácea *Carex atherodes* apresentada em uma gama de densidades de biomassa desta espécie vegetal (segundo Bergman *et al.*, 2000). (c) O parasitóide *Microplitis croceipes* atacando o verme da gema do tabaco (*Heliothis virescens*) (segundo Tillman, 1996).

a resposta do tipo 2 e o tempo de manipulação

A resposta do tipo 2 pode ser explicada pela observação que um predador tem de dedicar um certo tempo de manipulação para cada presa que ele consome (isto é, perseguição, dominação e consumo do item da presa, e depois preparação para a busca seguinte). À medida que a densidade de presas aumenta, a descoberta delas torna-se progressivamente fácil. A manipulação de um item da presa, contudo, sempre tem a mesma duração, e a manipulação total, portanto, toma uma proporção crescente do tempo do predador – até que, em densidade altas de presas, o predador efetivamente gasta todo o seu tempo na manipulação delas. A taxa de consumo, portanto, avança e atinge um máximo (platô), determinado pelo número máximo de tempos de manipulação, que podem ser ajustados ao tempo total disponível.

Podemos derivar uma relação entre P_e (número de itens da presa ingeridos por um predador durante um período de tempo de busca, T_s) e N, a densidade dos itens da presa (Holling, 1959). P_e aumenta com o tempo disponível de busca, aumenta com a densidade de presas e aumenta com a eficácia de busca ou a taxa de ataque do predador, a. Assim,

equação de Holling da resposta do tipo 2

$$P_e = aT_sN \tag{10.16}$$

Contudo, o tempo disponível para a busca será inferior ao tempo total, T, devido ao tempo dedicado à manipulação da presa. Portanto, se T_h é o tempo de manipulação de cada item da presa, então T_hP_e é o tempo total gasto em manipular as presas, e:

$$T_s = T - T_hP_e \tag{10.17}$$

Substituindo este valor na Equação 10.16, obtemos:

$$P_e = a(T - T_hP_e)N \tag{10.18}$$

ou, rearranjando:

$$P_e = aNT / 1 + aT_hN \tag{10.19}$$

Observe que a equação descreve a quantidade ingerida durante um período de tempo determinado, T, e que se admite que a densidade de presas, N, permanece constante durante todo o período. Nos experimentos, esta última condição pode às vezes ser garantida recolocando as presas que são comidas. Porém, são necessários modelos mais sofisticados, se a densidade de presas é esgotada pelo predador. Tais modelos são descritos por Hassell (1978), que, a partir de um conjunto de dados, também discute métodos para estimar taxas de ataque e tempos de manipulação. (Trexler e colaboradores, 1988, discutem o problema geral do ajuste das curvas de respostas funcionais aos conjuntos de dados.)

outras rotas para uma resposta do tipo 2

Seria errado, entretanto, imaginar que a existência de um tempo de manipulação é a explicação única ou completa para todas as respostas funcionais do tipo 2. Por exemplo, se as presas representam um benefício variável, então em altas densidades é possível que a dieta tenda a uma redução no número de itens altamente proveitosos (Krebs *et al.*, 1983), ou é possível que o predador se torne confuso e menos eficiente.

10.4.3 Resposta funcional do tipo 3

A Figura 10.10a-c ilustra respostas funcionais do tipo 3. Quando as densidades de presas são altas, estas respostas são semelhantes à do tipo 2 e as explicações para os dois tipos são as mesmas. No entanto, quando as densidades de presas são baixas, a resposta do tipo 3 tem uma fase de aceleração durante a qual um crescimento da densidade leva a um aumento mais do que linear na taxa de consumo. No total, portanto, a resposta do tipo 3 é em "forma de S" ou "sigmóide".

Uma maneira importante em que uma resposta do tipo 3 pode ser gerada é através da permutação por parte do predador (ver Seção 9.5.2). As semelhanças entre as Figuras 9.15 e 10.10 são bem evidentes. A diferença entre elas é que as discussões sobre a permutação enfocam a densidade de um tipo de presa em relação às densidades de presas alternativas, enquanto as respostas funcionais se baseiam apenas na densidade absoluta de um único tipo de presa. Contudo, na prática, as densidades absolutas e relativas provavelmente estão estreitamente correlacionadas e, portanto, é provável que a permutação conduza com freqüência a uma resposta funcional do tipo 3.

variações na eficácia da busca ou no tempo de manipulação

De modo geral, uma resposta funcional do tipo 3 surgirá sempre que um crescimento na densidade de alimento leve a um incremento na eficácia de busca do consumidor, a, ou a um decréscimo no seu tempo de manipulação, T_h, uma vez que estes dois fatores determinam a taxa de consumo (Equação 10.19). Desse modo, os pequenos mamíferos na Figura 10.10a parecem desenvolver uma imagem de busca dos casulos do vespão, à medida que eles se tornam mais abundantes (aumentando a eficácia). A mosca azul da carne (*Calliphora vomitoria*) (Figura 10.10b) emprega uma proporção crescente do seu tempo na busca da "presa", à medida que a densidade de presas aumenta (Figura 10.10d), aumentando também a eficácia. Por outro lado, a vespa *Aphelinus thomsoni* (Figura 10.10c) exibe uma redução do tempo médio de manipulação, à medida que aumenta a densidade de sua presa, o afídeo do plátano (Figura 10.10e). Em cada caso, o resultado é uma resposta funcional do tipo 3.

14.4.4 Conseqüências das respostas funcionais e do efeito Allee para a dinâmica das populações

Os diferentes tipos de resposta funcional exercem efeitos distintos sobre a dinâmica das populações. Uma resposta do tipo 3 significa uma taxa de predação baixa em densidades baixas

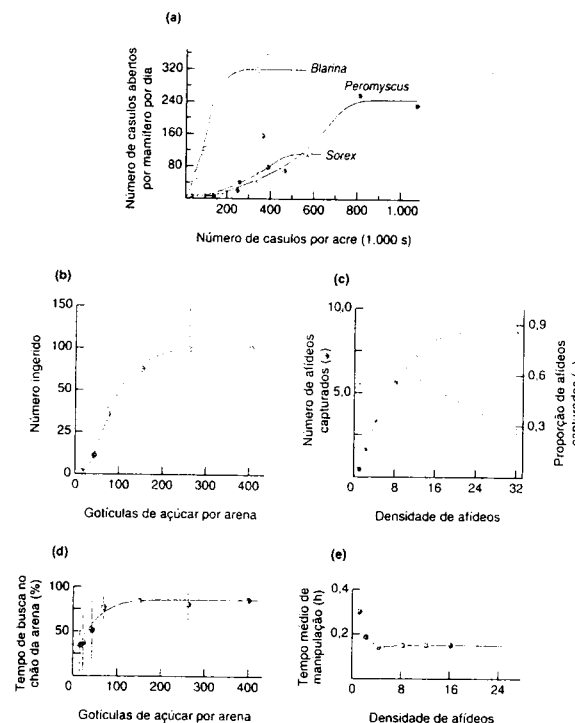



FIGURA 10.10 Respostas funcionais do tipo 3 (sigmóide). (a) Os musaranhos (*Sorex* e *Blarina*) e o rato veadeiro (*Peromyscus*) respondendo a mutáveis densidades de campo de casulos do vespão do pinheiro europeu, *Neodiprion sertifer*, em Ontário, Canadá (segundo Holling, 1959). (b) Mosca azul da carne (*Calliphora vomitoria*) alimentando-se de gotículas de açúcar (segundo Murdie e Hassell, 1973). (c) Vespa (*Aphelinus thomsoni*) atacando afídeos de plátano (*Drepanosiphum platanoidis*): observe o aumento dependente da densidade da taxa de mortalidade de presas em densidades baixas de presas (- -) dando origem à fase acelerante da curva de resposta (–) (segundo Collins et al., 1981). (d) Base da resposta em (b) a eficácia na busca de *C. vomitoria* aumenta com a densidade da "presa" (gotícula de açúcar) (segundo Murdie e Hassell, 1973). (e) Base da resposta em (c): o tempo de manipulação em *A. thomsoni* decresce com a densidade de afídeos (segundo Collins et al., 1981).

de presas. Em termos de isolinhas, isto significa que presas em densidades baixas podem virtualmente aumentar em abundância, independente da densidade do predador, e que a isolinha zero da presa, portanto, crescerá verticalmente em densidades baixas de presas (Figura 10.11a). Isto pode proporcionar estabilidade considerável (Figura 10.11a, curva [i]), mas para isso o predador teria de ser altamente eficaz em densidades baixas de presas (capaz de se manter facilmente), o que contradiz a idéia de uma resposta do tipo 3 (ignorando presas em densidades baixas). Portanto, é mais provável que seja válida a curva (ii) da Figura 10.11a, e a influência estabilizante da resposta do tipo 3 na prática pode ser de pouca importância.

Por outro lado, se um predador tem uma resposta do tipo 3 a um tipo particular de presa porque permuta seus ataques entre diversos tipos de presas, então a dinâmica da população do predador seria independente da abundância de qualquer tipo particular de presa, e, portanto, a posição vertical da sua isolinha zero seria a mesma para todas as densidades de presas. Conforme mostra a Figura 10.11b, isto pode potencialmente fazer com que os predadores regulem a população das presas até um nível de abundância baixo e estável.

Um exemplo evidente disto é proporcionado pelos estudos sobre os ciclos de ratos silvestres na Europa (Hanski *et al.*, 1991; ver também Seção 14.6.4). Na Lapônia finlandesa subártica existem ciclos regulares de 4 ou 5 anos, com uma razão de densidades máxima: mínima de ratos silvestres geralmente superior a 100. No sul da Suécia, os pequenos roedores não mostram ciclos multianuais regulares. Todavia, entre os extremos, indo do norte ao sul da Fenoscândia, há um gradiente de decréscimo da regularidade, da amplitude e da duração do ciclo. Segundo Hanski e colaboradores, este gradiente está correlacionado com um gradiente de densidades crescentes de predadores generalistas (raposas vermelhas, texugos, gatos domésticos, busardos, corujas castanhas e corvos), que realizam permutas entre presas alternativas, à medi-

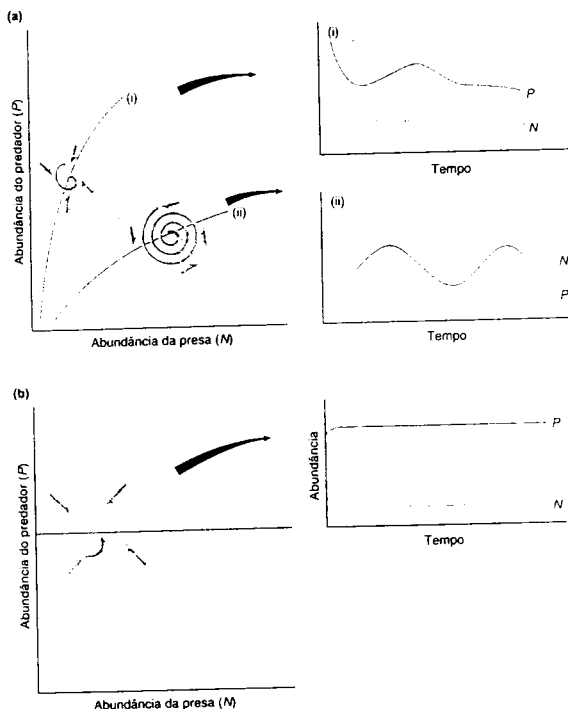



FIGURA 10.11 (a) A isolinha zero da presa é aquela apropriada quando a taxa de consumo é particularmente baixa para densidades baixas das presas, devido a uma resposta funcional do tipo 3, a uma resposta de agregação (e um refúgio parcial), a um refúgio real, ou por causa de uma reserva de material vegetal não-palatável. Com um predador relativamente ineficiente, a isolinha zero do predador (ii) é apropriada e o resultado é similar ao da Figura 10.7. Contudo, um predador relativamente eficiente será ainda capaz de se manter quando as densidades das presas são baixas. A isolinha zero do predador (i), portanto, será apropriada, levando a um padrão estável de abundância em que a densidade da presa é bem inferior à capacidade de suporte e a densidade do predador é relativamente alta. (b) Quando uma resposta funcional do tipo 3 surge porque o predador exibe comportamento de permutação, a abundância do predador pode ser independente da densidade de qualquer tipo particular de presa (figura principal) e a isolinha zero do predador, portanto, pode ser horizontal (não varia com a densidade da presa). Isto pode levar a um padrão estável de abundância (inserção à direita), com uma densidade da presa bem inferior à capacidade de suporte.

da que as densidades relativas destas se alteram, e de aves predadoras especialistas (especialmente outras espécies de corujas e falcões europeus) que, tendo uma atividade ampla, fazem permutas entre áreas alternativas. Em ambos os casos, a dinâmica dos predadores seria efetivamente independente da abundância dos ratos silvestres, adicionando estabilidade ao sistema, conforme ilustrado na Figura 10.11b. De fato, Hanski e colaboradores foram capazes de avançar na construção de um modelo simples de presas (ratos silvestres) que interagem com predadores especialistas (mustelídeos: arminhos e doninhas) e generalistas (que realizavam permutas). Sua argumentação geral foi sustentada: à medida que o número de predadores generalistas aumentava, as oscilações na abundância de ratos silvestres e mustelídeos (que podiam ser ou não a base do ciclo dos ratos silvestres) diminuíam em duração e amplitude. As densidades suficientemente grandes de generalistas que realizavam permutas estabilizavam completamente o ciclo.

Retornando às respostas do tipo 2, se o predador apresenta uma resposta que alcança seu platô e densidades de presas relativamente baixas (bem abaixo de K_N), a isolinha zero da presa exibe a forma de domo (*hump*). Isto ocorre porque existe uma gama de densidades intermediárias de presas em que os predadores se tornam menos eficientes em uma densidade crescente delas, mas os efeitos da competição entre as mesmas não são intensos. A forma de domo também surge se as presas estiverem sujeitas a um "efeito Allee", em que elas possuem uma taxa de recrutamento desproporcionalmente baixa quando sua própria densidade é baixa, talvez porque seja difícil encontrar os parceiros para o acasalamento ou porque um "número crítico" deva ser ultrapassado antes que um recurso possa ser convenientemente explorado, isto é, em densidades populacionais baixas existe uma dependência inversa da densidade (Courchamp *et al.*, 1999). Se a isolinha do predador interceptar à direita da curva em forma de domo, a dinâmica populacional da interação será pouco afetada. Porém, se a isolinha interceptar à esquerda da curva, o resultado será de oscilações persistentes e não de oscilações convergentes, ou seja, a interação será *desestabilizada* (Figura 10.12).

Contudo, para que uma resposta do tipo 2 tenha este efeito, os predadores teriam que sofrer reduções drásticas na sua taxa de consumo em densidades de presas muito abaixo daquelas em que as próprias presas sofrem bastante com a competição. Isto é improvável. Os efeitos potencialmente desestabilizadores de respostas do tipo 2, portanto, podem também ser de pouca importância prática.

O papel desestabilizador do efeito Allee aparentemente não tem sido confirmado para qualquer interação predador-presa "natural". Por outro lado, quando nós mesmos somos os predadores (explorando populações de peixes, por exemplo), muitas vezes temos a capacidade (isto é, a tecnologia) de manter a predação efetiva em densidades baixas de presas. Se a população de presas também exibir um efeito Allee, a combinação disso com a predação persistente pode, igualmente, conduzir rapidamente uma população à extinção (Stephens e Sutherland, 1999) (ver a Seção 15.3.5). Isto significa que a nossa isolinha pode interceptar a da presa bem à esquerda da sua curva em corcova.

10.5 Heterogeneidade, agregação e variação espacial

Até agora neste capítulo, foram ignoradas as heterogeneidades ambientais e as respostas variáveis de predadores e presas a tais heterogeneidades – no capítulo anterior, vimos que todas elas são comuns. Não podemos continuar a ignorá-las.

10.5.1 Respostas de agregação à densidade de presas

os predadores se agregam em manchas com densidade alta de presas?

Devido às conseqüências potenciais para a dinâmica de populações, os ecólogos têm mostrado um interesse especial em preferências por manchas, sendo que estas variam na densidade de alimento ou de itens de presas que contêm (ver Seção 9.6). Em um determinado momento, pareceu e acreditava-se muito que: (i) os predadores geralmente investiam a maior parte do tempo em manchas que continham densidades altas de presas (porque essas eram as manchas mais vantajosas); (ii) por isso, esperava-se encontrar mais predadores em tais manchas; e (iii) as presas em tais manchas eram, portanto, mais vulneráveis à predação, enquanto aquelas em manchas com densidade baixa eram relativamente protegidas e tinham mais probabilidade de sobreviver. Certamente, existem exemplos para sustentar as primeiras duas destas proposições (ver Figura 9.20a-d), demonstrando uma "resposta de agregação" pelos predadores, a qual é diretamente dependente da densidade (predadores gastando mais tempo em manchas com densidades altas de presas, de tal modo que as densidades de presas e predadores são correlacionadas positivamente). Entretanto, este nem sempre é o caso. Além disso, contrariamente à terceira proposição, as revisões das interações de hospedeiros e parasitóides (por exemplo, Pacala e Hassell, 1991) têm mostrado que presas (hospedeiros) em manchas com densidade alta não são necessariamente mais vulneráveis ao ataque (dependência direta da densidade): o parasitismo porcentual pode também ser inversamente dependente da densidade ou dependente da densidade entre manchas (ver Figura 9.20e). Na verdade, as revisões sugerem que somente cerca de 50% dos estudos examinados mostram evidência de dependência da densidade e em apenas aproximadamente 50% destes a dependência da densidade é direta. Contudo, a despeito desta variação em padrão, permanece verdadeiro que o risco de predação freqüentemente varia bastante entre manchas e, portanto, entre presas individuais.

as plantas podem ser protegidas pelas respostas de agregação dos herbívoros

Muitos herbívoros também ostentam uma marcada tendência à agregação e muitas plantas exibem uma nítida variação no risco de serem atacadas. O afídeo da couve (*Brevicoryne brassicae*) forma agregados em dois níveis (Way e Cammell, 1970). As ninfas formam rapidamente grupos quando isoladas sobre a superfície de uma única folha e as populações sobre uma única planta tendem a se restringir a determinadas folhas. Quando os afídeos atacam apenas uma folha de um indivíduo de couve com quatro

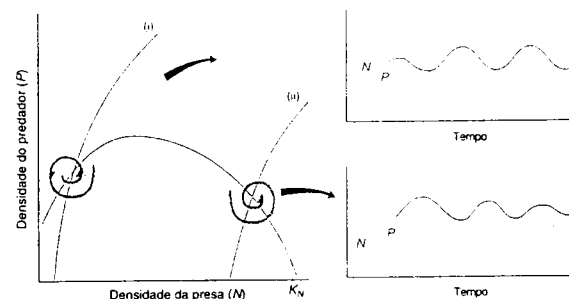



FIGURA 10.12 Os efeitos possíveis de uma isolinha da presa em forma de "domo", como resultado de uma resposta funcional do tipo 2 ou de um efeito Allee. (i) Se o predador for altamente eficiente, com sua isolinha interceptando à esquerda da curva em forma de domo, a curva pode ser desestabilizadora e levar às oscilações persistentes de um ciclo limite (inserção superior à direita). (ii) Todavia, se o predador for menos eficiente, interceptando à direita da curva, esta tem efeito pequeno sobre a dinâmica: as oscilações convergem (inserção inferior à direita).

folhas (como o fazem naturalmente), as outras três folhas sobrevivem; mas se os afídeos atacam em igual número as quatro folhas, todas elas são destruídas (Way e Cammell, 1970). O comportamento em agregação dos herbívoros oferece proteção à planta toda. Porém, como tais heterogeneidades podem influenciar a dinâmica das interações de predadores e presas?

10.5.2 Heterogeneidade no modelo gráfico

Nós iniciamos pela incorporação nas isolinhas do modelo de Lotka-Volterra de alguns tipos relativamente simples de heterogeneidade. Suponha que em um refúgio exista uma parte da população de presas: por exemplo, caracóis da costa amontoados em fendas de rochedos íngremes, longe do ataque de aves, ou plantas que mantêm uma reserva subterrânea de material isenta da ação de herbívoros. Em tais casos, a isolinha zero da presa elevam-se verticalmente para densidades baixas de presas (novamente, ver a Figura 10.11), pois presas em densidades baixas, escondidas em seu refúgio, podem aumentar a sua abundância independente da densidade de predadores.

A situação em que os predadores tendem simplesmente a ignorar as presas em fragmentos de densidade baixa, como vimos em algumas respostas de agregação (ver Seção 9.6), assemelha-se à de presas em refúgio, no sentido de que os predadores não as atacam (em vez de não poderem). Por isso, pode-se dizer que as presas têm um "refúgio parcial" e, nesse período, pode ser esperado que a isolinha delas eleve-se quase verticalmente quando as suas abundâncias são baixas.

Vimos anteriormente, na discussão sobre as respostas funcionais do tipo 3, que as isolinhas têm a tendência de estabilizar as interações. As análises anteriores dos sistemas de Lotka-Volterra e Nicholson-Bailey (e as edições anteriores deste livro) concordaram com esta conclusão: que as heterogeneidades espaciais, e as respostas de predadores e presas em relação a elas, estabilizam a dinâmica predador-presa, muitas vezes para densidades baixas de presas (Beddington *et al.*, 1978). Entretanto, conforme veremos a seguir, os desenvolvimentos subseqüentes têm mostrado que os efeitos da heterogeneidade são mais complexos do que se supunha: os efeitos da heterogeneidade variam com o tipo de predador, com o tipo de heterogeneidade, e assim por diante.

10.5.3 A heterogeneidade no modelo de Nicholson-Bailey

A maior parte dos avanços no esclarecimento desses efeitos refere-se aos sistemas compostos de hospedeiros e parasitóides. Um bom ponto de partida é o modelo concebido por May (1978), em que o autor ignorou detalhes exatos e demonstrou simplesmente que a distribuição de encontros de hospedeiros e parasitóides não ocorria ao acaso, mas sim era agregada. Em particular, ele assumiu que esta distribuição poderia ser descrita por um modelo estatístico especial, o binomial negativo. Neste caso (ao contrário da Seção 10.2.3), a proporção de hospedeiros não encontrados é dada por:

$$P_0 = \left[1 + \frac{AP_t}{k}\right]^{-k} \qquad (10.20)$$

em que k é uma medida do grau de agregação; agregação máxima para $k = 0$, mas uma distribuição ao acaso (recuperação do modelo de Nicholson-Bailey) para $k = 8$. Se isto for incorporado ao modelo de Nicholson-Bailey (Equações 10.14 e 10.15), obtemos então:

$$H_{t+1} = H_t e^r \left[1 + \frac{AP_t}{k}\right]^{-k} \qquad (10.21)$$

$$P_{t+1} = H_t \left\{1 - \left[1 + \frac{AP_t}{k}\right]^{-k}\right\} \qquad (10.22)$$

O comportamento de uma versão deste modelo, que também inclui uma taxa de crescimento do hospedeiro dependente da densidade, é apresentado na Figura 10.13, onde fica evidente que a incorporação de níveis expressivos de agregação ($k = 1$) aumenta a estabilidade do sistema. É particularmente importante a existência de sistemas estáveis com valores baixos de H^* / K; isto é, a agregação parece capaz de gerar abundâncias estáveis do hospedeiro, bem abaixo da sua capacidade de suporte normal. Isto coincide com a conclusão obtida da Figura 10.11.

10.5.4 Agregação de risco e dependência espacial da densidade

Como aparece esta estabilidade a partir da agregação? A resposta baseia-se no que se tem denominado "pseudo-interferência" (Free *et al.*, 1977). Com a interferência mútua, à medida que aumenta a sua densidade, os predadores empregam progressivamente mais tempo na interação com outros indivíduos, de modo que sua taxa de ataque diminui. Com a pseudo-interferência, a taxa de ataque também declina com o aumento da densidade de parasitóides, mas como resultado de uma fração crescente de encontros desperdiçados com hospedeiros que já tenham sido atacados. O ponto crucial é que esta "agregação de risco" entre os hospedeiros tende a incrementar a quantidade de pseudo-interferência. Com densidades baixas de parasitóides, provavelmente um parasitóide não tem sua taxa de ataque reduzida como conseqüência da agregação. Porém, com densidades mais altas, parasitóides em agregações (onde está a maioria deles) progressivamente farão frente a manchas nas quais os hospedeiros (na maioria ou todos) já se encontram parasitados. Em conseqüência, à medida que a densidade de parasitóides

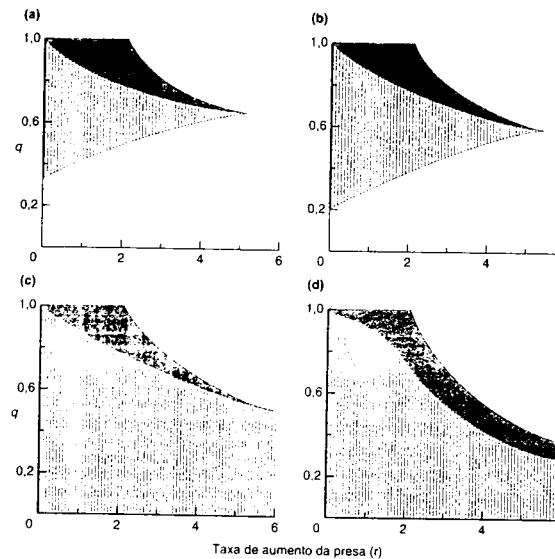



FIGURA 10.13 O modelo de agregação hospedeiro-parasitóide de May (1978), que incorpora a auto-limitação do hospedeiro, esclarece que a agregação pode reforçar a estabilidade e originar estabilidade em valores baixos de $q = H^* / K$. Na área escura cheia, há uma aproximação exponencial ao equilíbrio; na área com hachura, há uma aproximação oscilatória ao equilíbrio, fora destas áreas, existe instabilidade (as oscilações divergem ou se mantêm). As quatro figuras correspondem a quatro valores de k, o expoente da distribuição binomial negativa do modelo: (a) $k = 8$: sem agregação, menos estabilidade; (b) $k = 2$; (c) $k = 1$: a maior agregação (segundo Hassell, 1978).

aumenta, sua taxa de ataque efetiva (e, portanto, sua taxa de natalidade subseqüente) declina com rapidez – um efeito *diretamente* dependente da densidade. Isto provoca um amortecimento das oscilações naturais tanto da densidade do parasitóide como do seu impacto sobre a mortalidade do hospedeiro.

Em resumo, a agregação de risco estabiliza as interações hospedeiro-parasitóide mediante a intensificação das dependências diretas (não em atraso) com relação à densidade que já existe (Taylor, 1993). Portanto, o poder estabilizador deste fenômeno espacial, a agregação de risco, não surge de uma dependência espacial da densidade, mas de sua tradução em uma dependência temporal direta da densidade.

Mas como a agregação de risco se relaciona à agregação dos parasitóides? E as respostas de agregação e a agregação de risco necessariamente levam a um aumento da estabilidade? Podemos responder estas perguntas examinando a Figura 10.14, lembrando da Seção 9.6, em que os predadores agregados não passam necessariamente a maior parte do tempo forrageando em fragmentos com densidade alta de hospedeiros (dependência espacial da densidade): o tempo de forrageio pode também estar correlacionado negativamente com a densidade do hospedeiro (dependência inversa da densidade) ou ser independente desta. Comecemos com a Figura 10.14a. A distribuição de parasitóides sobre manchas de hospedeiros segue uma relação dependente da densidade perfeitamente lineal. Todavia, como a razão hospedeiro:parasitóide é a mesma em cada mancha de hospedeiros, o risco provavelmente é igualmente o mesmo em cada uma destas manchas. Assim, a dependência espacial positiva da densidade não conduz necessariamente à agregação de risco e não reforça forçosamente a estabilidade. Por outro lado, quando a relação de dependência da densidade é direta e se intensifica (Figura 10.14b), parece que se produz um risco de agregação, o que poderia reforçar a estabilidade (Hassell e May, 1973); mas se isto acontece assim ou não assim depende da resposta funcional do parasitóide (Ives, 1992a). A maioria das análises assume que a estabilidade é reforçada com uma resposta do tipo 1. Porém, com uma resposta do tipo 2, mais realista, os aumentos iniciais de agregação, dependentes da densidade a partir de um valor zero de agregação, diminuem a agregação de risco e são desestabilizadores. Somente os níveis elevados de agregação dependentes da densidade são estabilizadores.

Além disso, fica claro na Figura 10.14c e d que pode produzir-se uma considerável agregação de risco quando há uma dependência espacial inversa da densidade ou quando não há dependência espacial de qualquer tipo com relação à densidade – e estes efeitos não seriam contrapostos por uma resposta funcional do tipo 2. Portanto, uma resposta parcial às duas perguntas colocadas anteriormente seria que as respostas de agregação de dependência espacial da densidade provavelmente não levem a uma agregação de risco e, por isso, não contribuam para reforçar a estabilidade.

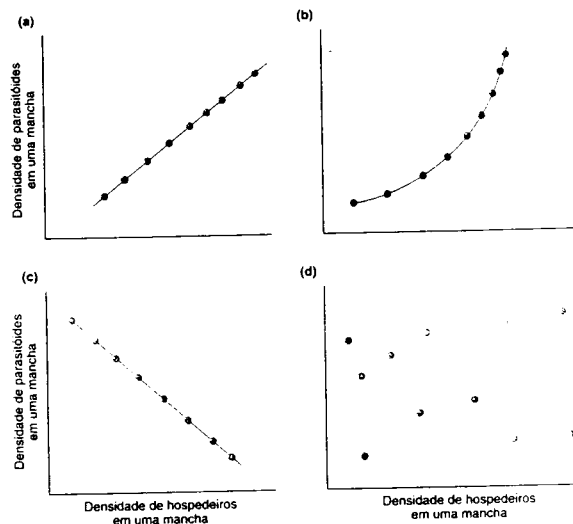



FIGURA 10.14 Respostas de agregação dos parasitóides e agregação de risco. (a) Os parasitóides se agregam em manchas com uma alta densidade de hospedeiros, mas a razão parasitóide:hospedeiro é a mesma em todas as manchas (uma relação linear perfeita) e, portanto, o risco para os hospedeiros é aparentemente o mesmo em todas as manchas. (b) Neste caso, a agregação dos parasitóides nas manchas com densidade elevada de hospedeiros se acelera com a densidade crescente destes, de modo que os hospedeiros em manchas com densidade elevada aparentemente correm um risco maior de serem parasitados: existe agregação de risco. (c) Côm uma dependência perfeitamente inversa da densidade (isto é, a agregação de parasitóides nas manchas com uma densidade *baixa* de hospedeiros), os hospedeiros nas manchas com densidade baixa aparentemente se acham sujeitos a um risco muito maior de serem parasitados: novamente existe agregação de risco. (d) Inclusive sem uma resposta de agregação (dependência da densidade) os hospedeiros aparentemente estão expostos a um risco maior de serem parasitados (estão sujeitos a uma razão maior parasitóide:hospedeiro) em algumas manchas do que em outros: neste caso, igualmente, existe agregação de risco.

Naturalmente, na prática, com conjuntos de dados reais (como os da Figura 9.20), a agregação de risco freqüentemente surgirá de uma combinação de respostas de dependência espacial da densidade (direta ou inversa) e de respostas independentes da densidade (Chesson e Murdoch, 1986; Pacala e Hassell, 1991). Pacala, Hassell e co-autores chamaram as primeiras de componente "dependente da densidade do hospedeiro" (HDD, *host density dependent*) e as últimas de componente "independente da densidade do hospedeiro" (HDI, *host density independent*), e descreveram métodos que permitem, a partir de conjuntos de dados reais como os da Figura 9.20, a divisão da agregação de risco em seus dois componentes. Em uma análise interessante de 65 conjuntos de dados, representando 26 combinações diferentes de hospedeiro-parasitóide (Pacala e Hassell, 1991), mostraram ter agregação de risco suficiente para estabilizar suas interações. Porém, em 14 destes 18 casos, a maior contribuição foi a variação do componente HDI, com a qual fica enfraquecida qualquer suposta ligação entre a dependência espacial da densidade e a estabilidade.

10.5.5 Heterogeneidade em alguns modelos contínuos no tempo

Temos dado atenção aos parasitóides e aos hospedeiros e, assim procedendo, em nossas análises, temos mantido certas características estruturais que agora deveriam ser reconsideradas. Concretamente, temos admitido que os parasitóides se distribuem sobre as manchas de hospedeiros no começo de uma geração (ou de qualquer intervalo de tempo entre t e $t + 1$), e que então sofrem as conseqüências desta distribuição até o início da próxima geração. Contudo, suponhamos que nos deslocamos no tempo contínuo – que é apropriado para muitos parasitóides, bem como para muitos outros predadores. Neste caso, deveríamos assumir que a agregação também ocorre sobre uma base contínua. Os predadores em uma mancha esgotada ou mesmo em processo de esgotamento deveriam abandoná-la e redistribuir-se (ver Seção 9.6.2). Toda a base da pseudo-interferência e, portanto, a estabilidade (a saber, os ataques inúteis do predador em manchas com densidade alta de predadores) tende a desaparecer.

Murdoch e Stewart-Oaten (1989) adotaram, talvez, o extremo oposto ao que temos considerado, construindo um modelo contínuo no tempo em que as presas se deslocavam instantaneamente para os fragmentos, substituindo as presas que haviam sido consumidas. Os predadores se deslocavam instantaneamente para as manchas, a fim de manter um padrão consistente de co-variação predador-presa no espaço. O efeito deste modelo, que representa um modelo de Lotka-Volterra de estabilidade neutra, contrasta fortemente com os que vimos anteriormente. Em primeiro lugar, a agregação do predador independente da densidade local da presa não tem efeito nem sobre a estabilidade nem sobre a densidade da presa. Contudo, a agregação do predador diretamente dependente da densidade local da presa tem um efeito que está em função da intensidade desta dependência – embora sempre diminua a densidade da presa (porque a eficácia do predador aumenta). Se esta dependência da densidade for fraca (tal como Murdoch e Stewart-Oaten argumentam que geralmente ocorre na prática), a estabilidade diminui. A estabilidade só aumenta se a dependência for mais forte do que se observa tipicamente na natureza.

Outras formulações contínuas no tempo menos "extremas" (Ives, 1992b), ou aquelas que combinam gerações discretas com redistribuição dentro das gerações (Rohani *et al.*, 1994), produzem resultados intermediários entre o "extremo de Nicholson-Bailey" e o "extremo de Murdoch-Stewart-Oaten". Contudo, parece certo que, no passado, uma preocupação com modelos que não incorporavam o movimento dentro de uma geração levou a uma sobre-avaliação do significado da agregação nos fragmentos com densidade alta de hospedeiros para a estabilização das interações hospedeiro-parasitóide.

10.5.6 A perspectiva da metapopulação

As abordagens de tipo contínuo e discreto no tempo diferem claramente, mas compartilham uma perspectiva comum ao considerar que as interações predador-presa ocorrem dentro de uma única população, embora se trate de populações com variabilidade interna.Uma alternativa é a perspectiva de uma "metapopulação" (ver Seção 6.9), na qual as manchas ambientais sustentam subpopulações que possuem suas próprias dinâmicas internas, mas que se ligam a outras subpopulações por meio de deslocamentos entre os fragmentos.

Muitos estudos têm investigado modelos de metapopulação de predador-presa, geralmente com dinâmicas instáveis dentro das manchas. As dificuldades matemáticas freqüentemente têm limitado a análise dos modelos de duas manchas, nas quais, se as manchas são iguais e a dispersão é uniforme, a estabilidade não é afetada: a fragmentação e a dispersão não exercem um efeito em si mesmas (Murdoch *et al.*, 1992; Holt e Hassell, 1993).

Contudo, as diferenças entre as manchas, por si mesmas, tendem a estabilizar a interação (Ives, 1992b; Murdoch *et al.*, 1992; Holt e Hassell, 1993). A razão é que qualquer diferença nos valores dos parâmetros entre as manchas leva a uma assincronia nas flutuações nas manchas. Portanto, uma população no pico do seu ciclo inevitavelmente tende a perder por dispersão mais do que a ganhar, e uma população na depressão tende a ganhar mais do que a perder, e assim sucessivamente. Por conseqüência, a dispersão e a assincronia juntas originam uma dependência temporal da densidade em taxas líquidas de migração, contribuindo para a estabilidade.

A situação fica muito mais complexa com a inclusão do comportamento de agregação, uma vez que as próprias taxas de dispersão se tornam uma função muito mais complexa das densidades tanto do predador quanto da presa. A agregação parece exercer dois efeitos opostos (Murdoch *et al.*, 1992). Ela tende a aumentar a assincronia entre as flutuações da abundância do predador (acentuando a estabilidade), mas a reduzir a assincronia entre as flutuações da presa (reduzindo a estabilidade). O balanço entre estas forças parece ser sensível à intensidade da agregação, mas talvez mais sensível ainda às suposições incorporadas aos modelos (Godfray e Pacala, 1992; Ives, 1992b; Murdoch *et al.*, 1992). A agregação pode estabilizar ou desestabilizar, e, ao contrário das análises anteriores, ela não exerce um efeito claro sobre a densidade da presa, pois seus poderes estabilizadores não estão vinculados à eficiência do predador.

O tratamento de uma interação predador-presa espacialmente heterogênea como um problema de dinâmica de metapopulações foi levado a um estágio mais avançado por Comins e colaboradores (1992). Eles construíram modelos em computador de um ambiente consistindo em um mosaico de quadrados, que de fato poderiam ser visualizados como tais (Figura 10.15). Em cada geração, ocorreram dois processos em seqüência. Em primeiro lugar, uma fração μ_P de predadores e uma fração μ_N de presas se dispersavam de cada quadrado para os oito quadrados vizinhos.

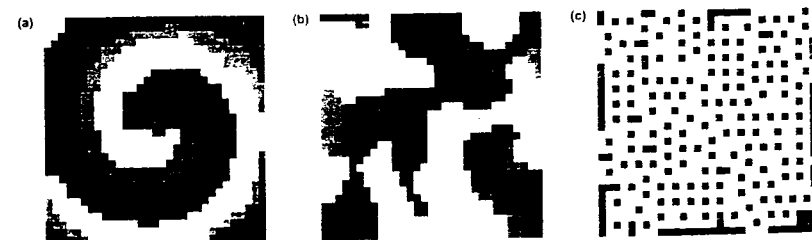



FIGURA 10.15 Mapas instantâneos da densidade de populações em simulações do modelo de dispersão de Comins e colaboradores (1992) com uma dinâmica local segundo o modelo de Nicholson-Bailey. Os diferentes níveis de sombreado representam densidades distintas de hospedeiros e parasitóides. Os quadrados pretos representam fragmentos vazios; as sombras escuras tornando-se mais pálidas representam manchas com densidades crescentes de hospedeiros; as sombras claras até brancas representam manchas com hospedeiros e densidades crescentes de parasitóides. (a) Espirais: $\mu_N = 1$, $\mu_P = 0{,}89$; (b) caos espacial: $\mu_N = 0{,}2$, $\mu_P = 0{,}89$; (c): um "entrelaçamento cristalino": $\mu_N = 0{,}05$; $\mu_P = 1$ (segundo Comins *et al.*, 1992).

Ao mesmo tempo, os predadores e as presas dos oito quadrados vizinhos se dispersavam para o primeiro quadrado. Assim, por exemplo, a dinâmica da densidade da presa, $N_{i,t+1}$, no quadrado i e na geração $t + 1$, foi dada por:

$$N_{i,t+1} = N_{i,t}(1 - \mu_N) + \mu_N \bar{N}_{i,t} \quad (10.23)$$

ou:

$$N_{i,t+1} = N_{i,t} + \mu_N (\bar{N}_{i,t} - N_{i,t}) \quad (10.24)$$

em que $\bar{N}_{i,t}$ é a densidade média dos oito quadrados vizinhos i na geração t. A segunda fase então consistia em uma geração da dinâmica-padrão de predador-presa, seguindo as equações de Nicholson-Bailey ou uma versão discreta no tempo das equações de Lotka-Volterra (May, 1973). As simulações começaram com populações aleatórias do predador e da presa em uma única mancha, com todas as outras manchas vazias.

Sabemos que dentro dos quadrados individuais, se eles existissem de maneira isolada, a dinâmica seria instável. Porém, dentro da fragmentação de quadrados como um todo, podem ser gerados rapidamente padrões estáveis ou, pelo menos, altamente persistentes (Figura 10.15). A mensagem geral é similar à dos resultados que já vimos: que a estabilidade pode ser gerada por dispersão em metapopulações nas quais as diferentes manchas flutuam de modo assíncrono. Neste caso, observe especialmente que uma mancha experimenta um ganho líquido de migrantes quando sua densidade é mais baixa do que a média das oito manchas com as quais se conecta (Equação 10.24), mas experimenta uma perda líquida quando sua densidade é mais alta – um tipo de dependência da densidade. Observe, igualmente, que a assincronia se origina no presente caso porque a população se expandiu de uma única mancha inicial (todas as manchas são inicialmente iguais) e que se mantém porque a dispersão se acha limitada a manchas vizinhas (em vez de ser uma força poderosa capaz de homogeneizar todas as manchas).

Além disso, os aspectos explicitamente espaciais deste modelo, literalmente, têm adicionado uma outra dimensão aos resultados. Dependendo das frações de dispersão e da taxa reprodutiva do hospedeiro, podem ser geradas muitas estruturas espaciais completamente diferentes (embora elas tendam a se confundir umas com outras) (Figura 10.15a-c). Pode ocorrer "caos espacial", em que se produz um conjunto complexo de frentes de onda que interagem, cada uma das quais persiste só brevemente. Com valores dos parâmetros algo diferentes, e especialmente quando o predador e a presa são muito móveis, os padrões são mais estruturados do que caóticos, com "ondas espirais" girando em torno de pontos focais quase imóveis. Portanto, o modelo assinala de modo muito gráfico que a persistência em nível de toda uma população não envolve necessariamente nem a uniformidade através da população nem a estabilidade nas partes individuais dela.

Dentro de uma faixa estreita de valores para os parâmetros, com predadores altamente móveis e presas relativamente sedentárias, pode inclusive ocorrer "entrelaçamentos cristalinos" estáticos, enfatizando que internamente podem ser gerados padrões dentro de uma população, mesmo em um ambiente intrinsecamente homogêneo.

Existe alguma mensagem geral que possa ser extraída a partir deste corpo de teoria? Certamente, não podemos dizer que "a agregação exerce um efeito x sobre as interações predador-presa". Podemos dizer, no entanto, que a agregação pode ter uma variedade de efeitos, e saber qual deles seja provavelmente aplicável requer um conhecimento detalhado da biologia do predador e da presa conforme a interação em questão. Em particular, temos visto que os efeitos da agregação dependem da resposta funcional do predador, da capacidade de auto-regulação do hospedeiro e assim por diante – características que examinamos separadamente. Conforme salientamos no início deste capítulo, para compreender os processos complexos, é necessário isolar conceitualmente os diferentes componentes. Todavia, em última instância, é preciso também recombinar tais componentes.

10.5.7 Agregação, heterogeneidade e variação espacial na prática

O que se pode dizer então sobre o papel da variação espacial na prática? Os efeitos estabilizadores da heterogeneidade foram demonstrados admiravelmente por Huffaker (1958; Huffaker *et al.*, 1963), estudando um sistema em que um ácaro predador se alimentava de um ácaro herbívoro, que se alimentava de laranjas espalhadas entre bolas de borracha em uma bandeja. Na ausência do seu predador, a presa manteve uma população flutuante, mas persistente (Figura 10.16a); mas, quando o predador foi adicionado durante os estágios iniciais do crescimento populacional da presa, ele rapidamente aumentou seu próprio tamanho populacional, consumiu todas as suas presas e, depois, tornou-se auto-extinto (Figura 10.16b). No entanto, a interação foi alterada quando Huffaker tornou seu microcosmo mais "em mosaico" (criando, efetivamente uma metapopulação, embora o termo não tenha sido ainda proposto naquela época). Ele afastou as laranjas entre si e isolou parcialmente umas das outras, pela disposição de um arranjo complexo de barreiras de vaselina na bandeja, as quais os ácaros não poderiam cruzar. Ele facilitou a dispersão das presas pela inserção de muitos bastões verticais, de onde elas poderiam se arremessar por meio de fios de seda conduzidos por correntes de ar. Por isso, a dispersão entre as manchas foi muito mais fácil para as presas do que para os predadores. Em uma mancha ocupada por ambos, os predadores consumiram todas as presas e depois foram extintos ou se dispersaram (com uma taxa de sucesso baixa) para uma nova mancha. Em manchas ocupadas apenas por presas, houve um crescimento rápido e ininterrupto, acompanhado por uma dispersão bem-sucedida para novas manchas. Em uma mancha ocupada somente por predadores, geralmente ocorreu a morte dos predadores antes que seu alimento tivesse chegado. Em cada mancha, portanto, predadores e presas foram, por fim, condenados à extinção. Porém, globalmente, em qualquer momento havia um mosaico de manchas não-ocupadas, manchas contendo presas e predadores rumando para a extinção e manchas saudáveis, com presas; esse mosaico foi capaz de manter populações persistentes de predadores e presas (Figura 10.16c).

Subseqüentemente, outros autores demonstraram igualmente o poder da estrutura de uma metapopulação em promover a persistência de populações acopladas de predadores e presas, quando suas dinâmicas são instáveis em subpopulações individuais. A Figura 10.17a, por exemplo, exibe esta situação para um parasitóide atacando seu besouro hospedeiro. A Figura 10.17b mostra resultados similares para presas e predadores ciliados (protistas), onde, em apoio do papel da estrutura de uma metapopulação, foi possível demonstrar assincronia na dinâmica de subpopulações individuais e freqüentes extinções e recolonizações de presas locais (Holyoak e Lawler, 1996).

A Figura 10.18 ilustra um estudo que apóia a idéia do poder estabilizador de um refúgio físico. Tal estudo baseia-se no mesmo sistema hospedeiro-parasitóide de *Plodia-Venturia* mostrado na Figura 10.1c. Neste caso, os hospedeiros que vivem na parte mais profunda do seu meio alimentício estão fora do alcance dos parasitóides que tentam ovopositar neles. Na ausência deste refúgio, em um meio alimentício pouco profundo, esta interação hospedeiro-parasitóide é incapaz de persistir (Figura 10.18c), ainda que o hospedeiro sozinho rapidamente persista (Figura 10.18d). Entretanto, na presença de um refúgio, em um meio alimentício mais profundo, o hospedeiro e o parasitóide aparentemente podem persistir juntos indefinidamente (Figura 10.18a).

Não obstante, de fato as distinções entre tipos diferentes de heterogeneidade espacial podem não ser tão bem definidas em sistemas reais como o são em modelos matemáticos. Ellner e colaboradores (2001), por exemplo, examinaram um sistema de ácaros predadores (*Phytoseiulus persimilis*) se alimentando de ácaros herbívoros (*Tetranychus urticae*), que se alimentavam do feijoeiro (*Phaseolus lunatus*). Baseado em plantas individuais e em um "continente" único de 90 plantas (Figura 10.19a), o sistema não persistiu a longo prazo (Figura 10.19c). No entanto, quando foi estabelecido um delineamento de oito ilhas de 10 plantas, conectadas por pontes que limitaram o poder de dispersão dos ácaros (Figura 10.19b), a persistência aparentemente foi ilimitada (Figura 10.19d, e). Seria fácil chegar à conclusão precipitada de que a estabilidade aumentou através da estrutura de metapopulação de oito ilhas. Porém, Ellner e colaboradores, quando examinaram modelos

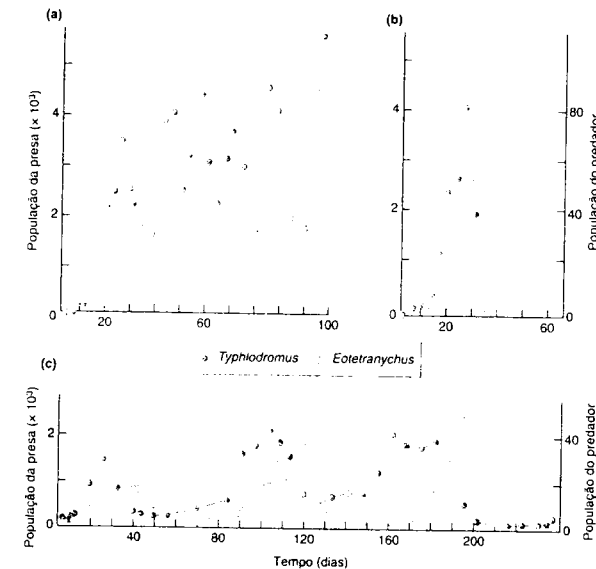



FIGURA 10.16 Esconde-esconde: interações predador-presa entre o ácaro *Eotetranychus sexmaculatus* e seu predador, o ácaro *Typhlodromus occidentalis*. (a) Flutuações populacionais de *E. sexmaculatus* sem seu predador. (b) Oscilação única do predador e a da presa em um sistema simples. (c) Oscilações sustentadas em um sistema mais complexo (segundo Huffaker, 1958).

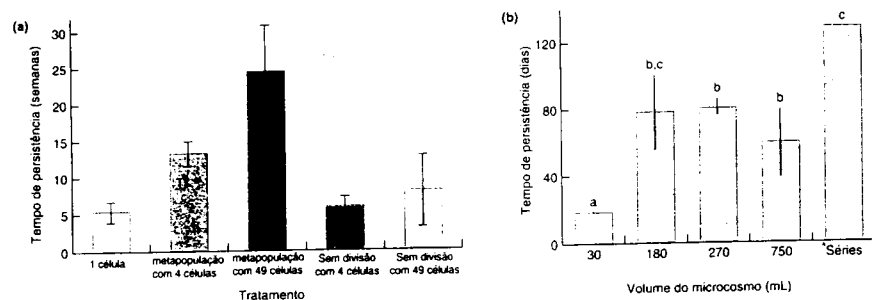



FIGURA 10.17 A estrutura da metapopulação pode aumentar a persistência de interações predador-presa. (a) O parasitóide, *Anisopteromalus calandrae*, atacando seu besouro hospedeiro, *Callosobruchus chinensis*, vivendo sobre feijões, em "células" pequenas únicas (tempo de persistência pequeno, à esquerda) ou em combinações de células (4 ou 49), que tiveram acesso livre entre elas, de modo que elas efetivamente constituíram uma população única (tempo de persistência não aumentou significativamente, à direita), ou teve movimento limitado (infreqüente) entre células, de modo que elas constituíram uma metapopulação de subpopulações separadas (aumento do tempo de persistência, ao centro). As barras mostram os erros-padrão (segundo Bonsall *et al.*, 2002). (b) O ciliado predador, *Didinium nasutum*, se alimentando do ciliado bacterívoro, *Colpidium striatum*, em frascos de volumes diversos, onde o tempo de persistência variou pouco, exceto nas populações menores (30 mL), cujos tempos foram mais curtos, e também em "séries" de 9 ou 25 frascos de 30 mL ligados (metapopulações), onde a persistência foi bastante prolongada: todas as populações persistiram até o final do experimento (130 dias). As barras mostram os erros-padrão; letras diferentes acima das barras indicam diferenças significativas entre os tratamentos ($P < 0,05$) (segundo Holyoak e Lawler, 1996).

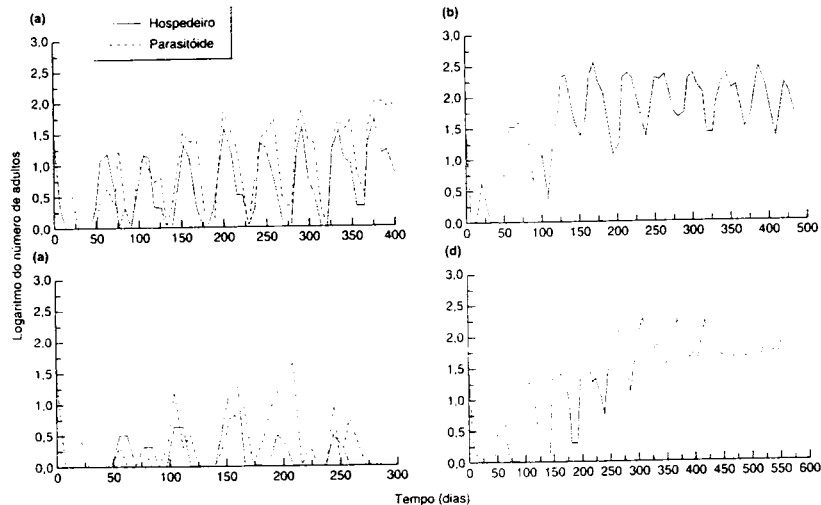



FIGURA 10.18 Dinâmica a longo prazo de populações de laboratório de um hospedeiro (*Plodia interpunctella*) com e sem seu parasitóide (*Venturia canescens*). (a) O hospedeiro e o parasitóide em um meio profundo exibem ciclos de abundância acoplados, com duração aproximada de uma geração do hospedeiro. (b) Hospedeiro isolado em um meio profundo. (c) O hospedeiro e o parasitóide em um meio pouco profundo são incapazes de persistir. (d) O hospedeiro isolado em um meio pouco profundo é capaz de persistir. O meio profundo proporciona um refúgio de ataque para uma parte da população do hospedeiro que não está presente no meio pouco profundo (ver Seção 10.5.2). Todos os conjuntos de dados foram selecionados a partir de diversas réplicas que mostram os mesmos padrões (segundo Begon *et al.*, 1995).

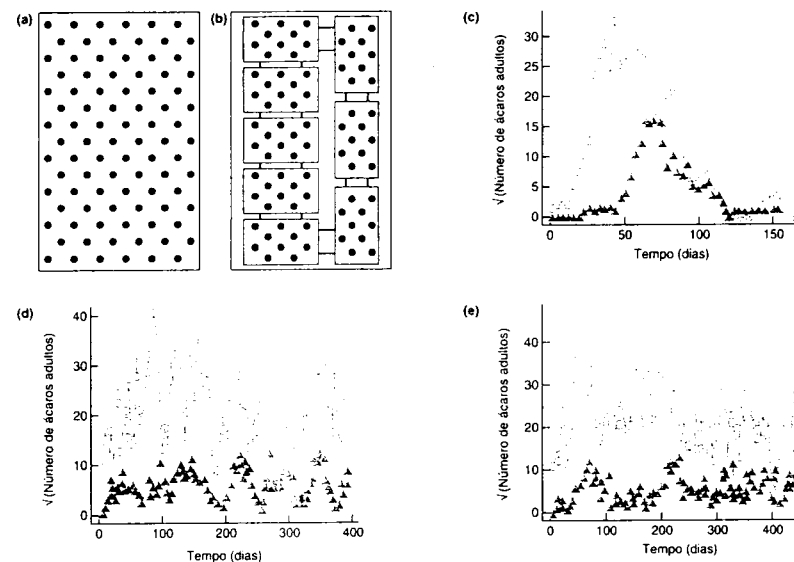



FIGURA 10.19 Dinâmica populacional de um ácaro predador (*Phytoseiulus persimilis*) e sua presa, um ácaro herbívoro (*Tetranychus urticae*). Eles interagem (a) em um continente único de 90 indivíduos de feijoeiro e suas dinâmicas são mostradas em (c) (▲, predadores; ·, presas), ou (b) em uma metapopulação de oito ilhas de 10 indivíduos vegetais. Para esta segunda situação, as dinâmicas são mostradas em (d) e (e), onde a persistência (estabilidade) é nitidamente aumentada (segundo Ellner *et al.*, 2001).

matemáticos do sistema que permitiu que diferentes aspectos do desenho alterado fossem investigados um por um, não detectaram efeito significativo de tal estrutura. Em vez disso, eles sugeriram que o aumento da estabilidade se originou de um aspecto diferente: uma redução da capacidade do predador em detectar e responder a surtos de presas sobre plantas individuais – um efeito de "refúgio" da presa que poderia surgir na ausência de qualquer estrutura espacial explícita.

Uma grande dificuldade em emitir opiniões sobre o papel estabilizador da agregação de risco é que, como vimos, embora haja muitos levantamentos de dados sobre distribuições espaciais de ataques, esses dados geralmente provêm de estudos de duração muito curta – freqüentemente de apenas uma geração. Não sabemos se os padrões especiais observados são típicos desta interação; tampouco sabemos se a dinâmica da população apresenta o grau de estabilidade que se prevê a partir dos padrões espaciais. Uma investigação que examinou as dinâmicas populacionais e as distribuições espaciais durante várias gerações é a de Redfern e colaboradores (1992), que estudaram durante sete anos (sete gerações) duas espécies de moscas do grupo dos tefritídeos que atacam os cardos e as guildas de parasitóides que atacam as moscas. Para um hospedeiro, *Terellia serratulae* (Figura 10.20a), de ano para ano houve evidência da dependência da densidade na taxa global de parasitismo (Figura 10.20b), mas não uma evidência forte de níveis significativos de agregação dentro das gerações, tanto no conjunto (Figura 10.20c) como para cada espécie de parasitóide individualmente. Para a outra espécie, *Urophora stylata* (Figura 10.20d), não se manifestou uma dependência temporal da densidade, mas uma boa evidência da agregação de risco (Figura 10.20e, f), e, repetindo um padrão que vimos anteriormente, o componente HDI foi o que mais contribuiu para a heterogeneidade. Contudo, não se pode dizer que os padrões deste estudo, no global, se ajustem nitidamente à teoria que apresentamos resumidamente. Em primeiro lugar, ambos os hospedeiros foram atacados por diversas espécies de parasitóides – não apenas uma, conforme admite a maioria dos modelos. Em segundo lugar, os níveis de agregação (e até certo ponto as contribuições dos componentes HDI ou HDD) variaram consideravelmente e aparentemente ao acaso, de um ano para outro (Figura 10.20c, f): não houve um ano típico e nenhum único "tiro repentino" pode ser

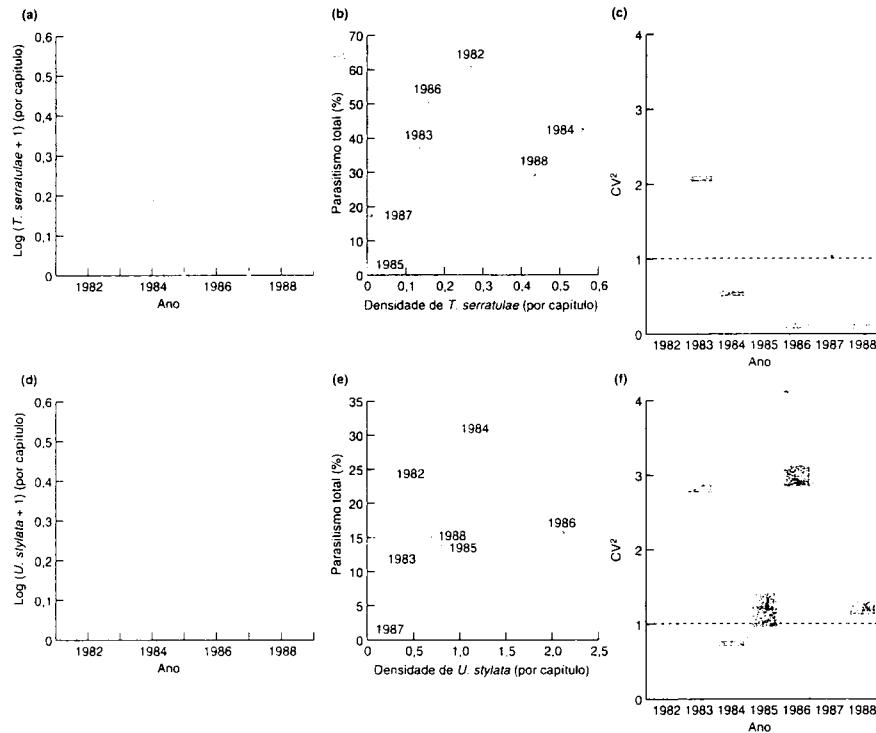



FIGURA 10.20 Ataque de parasitóides sobre moscas do grupo dos tefritídeos (*Terellia serratulae* e *Urophora stylata*), que atacam capítulos de cardos. As dinâmicas das populações são apresentadas para *T. serratulae* em (a) e para *U. stylata* em (d). A dependência temporal da densidade dos ataques dos parasitóides sobre *T. serratulae* (b) é significativa ($r^2 = 0{,}75$; $P < 0{,}05$), mas para *U. stylata* (e) não o é ($r^2 = 0{,}44$; $P < 0{,}05$); ambas as curvas se ajustaram segundo a equação $y = a + b \log_{10}x$. Contudo, enquanto para *T. serratulae* (c) nos diferentes anos existe pouca agregação de risco do ataque de parasitóides (medido como $CV^2 > 1$ por agregação), para *U. stylata* existe muito mais agregação de risco, sendo que o componente HDI (parte não-sombreada) contribuiu mais do que o componente HDD (parte sombreada) (segundo Redfern *et al.*, 1992).

capturado de qualquer das interações. Por fim, enquanto a dinâmica relativamente estável de *T. serratulae* pode ter refletido a dependência direta da densidade mais demonstrável no parasitismo, isto parece estar completamente desvinculado a quaisquer diferenças na agregação de risco.

Os efeitos das heterogeneidades espaciais sobre a estabilidade das dinâmicas de predadores e presas não são apenas de interesse meramente científico. Eles têm sido também tema de debates acalorados (Hawkins e Cornell, 1999) ao considerar as propriedades e a natureza de agentes de controle biológico: inimigos naturais de uma praga que são introduzidos em uma área, ou, de outro modo, ajudados e favorecidos, a fim de controlar tal praga (ver Seção 15.2.5). De um bom agente de controle biológico, se exige que ele seja capaz de reduzir a presa (praga) a uma abundância estável bem abaixo do seu nível normal, prejudicial, e, como sugerem algumas análises teóricas, é isto precisamente que as respostas de agregação ajudam a gerar. Entretanto, o estabelecimento de tal relação na prática não tem se mostrado uma tarefa fácil. Murdoch e colaboradores (1995), por exemplo, observaram que a cochonilha vermelha da Califórnia (*Aonidiella aurantii*), um inseto-praga de plantas cítricas em várias partes do mundo, parecia manter-se em densidades baixas e notavelmente estáveis no sul da Califórnia por um parasitóide, *Aphytis mellitus*, introduzido para controlá-la. A existência de um refúgio parcial para a cochonilha, livre da ação parasitária, mostrava-se uma hipótese plausível sobre como

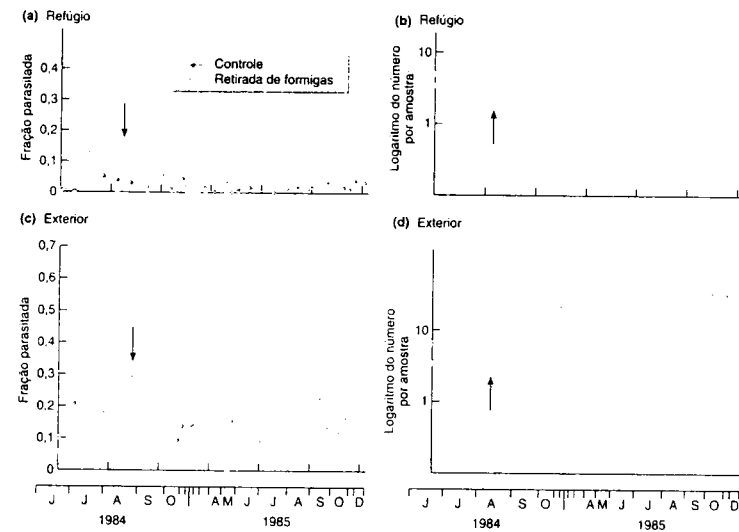



FIGURA 10.21 Resultados de um experimento de campo para testar a hipótese segundo a qual o parasitóide *Aphytis mellitus* mantém a abundância da cochonilha vermelha da Califórnia (*Aonidiella aurantii*) em níveis baixos estáveis, devido a um refúgio parcial de ação parasitária em porções internas de plantas cítricas, onde formigas interferem com os parasitóides. Quando formigas foram retiradas de blocos de plantas (a época de remoção está indicada pela seta), a fração parasitada no refúgio tendeu a ser mais alta (a), e a abundância da cochonilha foi mais baixa (b), mas fora do refúgio ("exterior") a fração parasitada foi mais variável apenas marginalmente (c), e a abundância de cochonilhas foi apenas mais variável durante um período relativamente breve e tendeu a ser mais baixa do que sobre as plantas-controle (d) (segundo Murdoch *et al.*, 1995).

isto era alcançado: sobre a casca de árvores, as taxas de parasitismo eram muito baixas e, as densidades de cochonilhas, altas, aparentemente como resultado das atividades de formigas que interferiam na busca dos parasitóides. Murdoch e colaboradores, então, testaram esta hipótese, mediante um experimento de campo em que as formigas eram retiradas de várias árvores. No refúgio, as taxas de ação parasitária aumentaram e a abundância de cochonilhas declinou (Figura 10.21). Houve evidências de que as taxas de ação parasitária e a abundância de cochonilhas foram mais variáveis na população como um todo. Todavia, esses efeitos foram apenas leves e aparentemente de curta duração, e certamente não houve evidência de que a abundância total de cochonilhas aumentasse por qualquer diminuição do efeito do refúgio.

Murdoch e colaboradores (1985), além disso, demonstraram que, em geral, as populações de pragas persistem após o controle biológico bem-sucedido não como resultado de respostas de agregação, mas devido à criação estocástica de manchas de hospedeiros por colonização e sua extinção subseqüente quando descobertos pelo agente: essencialmente, um efeito da metapopulação. Waage e Greathead (1988), contudo, sugeriram que uma perspectiva mais ampla poderia incorporar tanto as respostas de agregação como os efeitos da metapopulação. Eles propuseram que os insetos do tipo cochonilha e outros homópteros, e ácaros (como os de Huffaker), que podem ter muitas gerações dentro de uma mancha, são muitas vezes estabilizados por assincronias na dinâmica de manchas diferentes; lepidópteros e himenópteros, por outro lado, que ocupam tipicamente uma mancha por apenas parte de um única geração, podem freqüentemente ser estabilizados por uma resposta de agregação. De fato, com o controle biológico, geralmente como a dinâmica predador-presa, a construção de ligações convincentes entre padrões na estabilidade populacional de populações naturais e mecanismos especiais de estabilização – ou combinações de mecanismos – permanece um desafio para o futuro.

10.3 Equilíbrios múltiplos: uma explicação para os surtos?

Quando as populações de predadores e presas interagem, pode haver, às vezes, mudanças repentinas na abundância de um ou

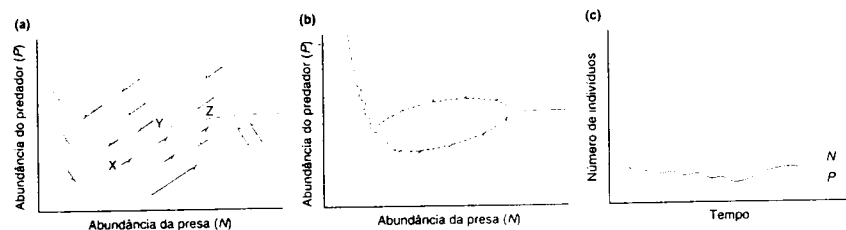



FIGURA 10.22 Modelo de isolinha zero predador-presa com equilíbrios múltiplos. (a) A isolinha zero da presa tem uma secção vertical em densidades baixas e uma secção em forma de "corcova"; portanto, a isolinha zero do predador pode cruzá-la três vezes. As intersecções X e Z são equilíbrios estáveis, mas a intersecção Y é um "ponto de inflexão" instável, a partir do qual as abundâncias conjuntas se deslocam para a intersecção X ou para a intersecção Z. (b) Trajetória factível que podem seguir as abundâncias conjuntas, quando sujeitas às forças apresentadas em (a). (c) As mesmas abundâncias conjuntas representadas em função do tempo, mostrando que uma interação com características que não mudam pode levar a "surtos" aparentes de abundância.

de ambos os parceiros: surtos ou choques. Naturalmente, isto pode refletir uma mudança igualmente repentina no ambiente, mas os ecólogos que trabalham em campos muitos diferentes têm percebido que não existe necessariamente uma só combinação de equilíbrio de populações de predadores e presas (ao redor da qual pode haver ou não oscilações). Em vez disso, pode haver "equilíbrios múltiplos" ou "estados estáveis alternativos".

A Figura 10.22 é um modelo com equilíbrios múltiplos. A isolinha zero da presa tem uma secção vertical em densidades baixas e uma secção em forma de corcova. Isto poderia refletir uma resposta funcional do tipo 3 de um predador que tem também um tempo de manipulação longo, ou talvez a combinação de uma resposta de agregação e de um efeito Allee na presa. Como conseqüência, a isolinha zero do predador intercepta a isolinha zero da presa em três pontos. Os tamanhos e as direções das setas na Figura 10.22a indicam que dois destes pontos (X e Z) são equilíbrios bastante estáveis (embora haja oscilações ao redor de cada um deles). Contudo, o terceiro ponto (Y) é instável: as populações próximas a ele se moverão para o ponto X ou para o ponto Z. Além disso, existem populações conjuntas próximas ao ponto X, onde as setas apontam para a zona ao redor do ponto Z, e populações próximas ao ponto Z, onde as setas apontam de volta para a zona ao redor do ponto X. Mesmo as pequenas perturbações ambientais poderiam colocar uma população nas proximidades do ponto X em direção ao ponto Z e vice-versa.

O comportamento de uma população hipotética, compatível com as setas da Figura 10.22a, é representado na Figura 10.22b em um diagrama conjunto de abundância, e na Figura 10.22c como um gráfico do número de indivíduos em função do tempo. A população de presas, em particular, mostra uma "erupção" de abundância, à medida que se desloca de um equilíbrio em densidade baixa para um equilíbrio em densidade alta e vice-versa. Esta erupção não é, em absoluto, um reflexo de uma mudança igualmente marcada no ambiente. Ao contrário, ela é um padrão de abundância gerado pela própria interação (mais uma quantidade pequena de "ruído" ambiental), e em particular reflete a existência de equilíbrios múltiplos. Podem ser invocadas explicações similares para esclarecer os padrões aparentemente complicados da abundância na natureza.

Existem certamente exemplos de populações naturais que exibem surtos de abundância a partir de níveis que normalmente são baixos e aparentemente estáveis (Figura 10.23a), bem como existem outros exemplos em que as populações parecem ter alternância entre duas densidades estáveis (Figura 10.23b). Todavia, disso não se deduz que cada um destes exemplos é necessariamente uma interação com equilíbrios múltiplos.

Em alguns casos, pode-se apresentar um argumento plausível em favor dos equilíbrios múltiplos. Isto é verdadeiro, por exemplo, para o trabalho de Clark (1964), na Austrália, sobre o psilídeo do eucalipto (*Cardiaspina albitextura*), um perceveio (Figura 10.23a). Esses insetos parecem possuir um equilíbrio em densidade baixa, mantido por seus predadores naturais (especialmente aves), e um equilíbrio muito menos estável em densidade alta, refletindo a competição intra-específica (a destruição da folhagem das árvores hospedeiras determina reduções da fecundidade e sobrevivência). De um equilíbrio para outro, podem ocorrer surtos quando o tempo de reação dos predadores ao aumento de densidade dos psilídeos adultos é bem curto. Similarmente, a observação de dois equilíbrios alternativos na Figura 10.23b, para a mosca branca do viburno (*Aleurotrachelus jelinekii*),

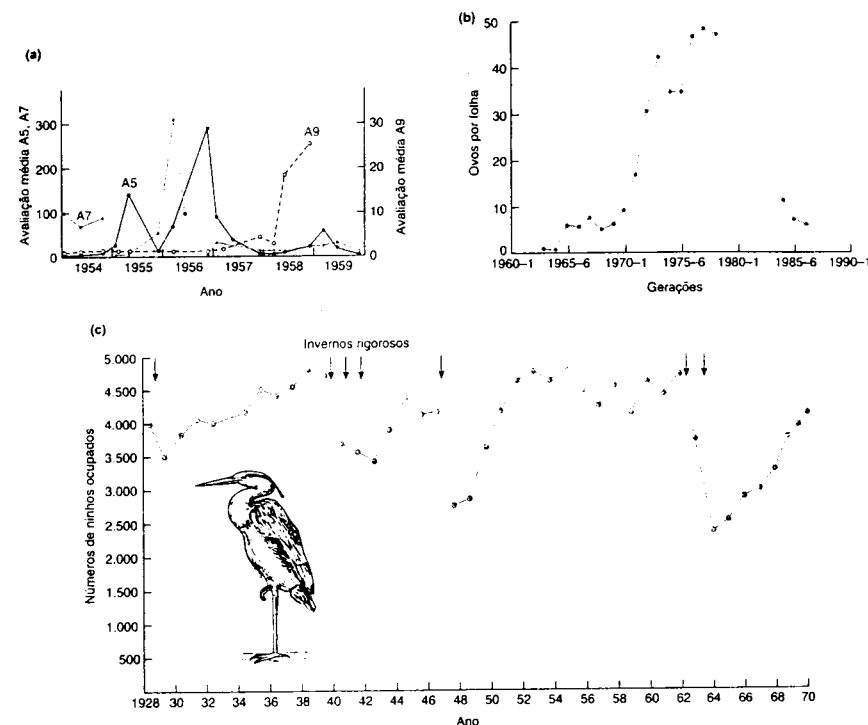



FIGURA 10.23 Exemplos possíveis de surtos de abundância e equilíbrios múltiplos. (a) Avaliações médias da abundância relativa do psilídeo do eucalipto (*Cardiaspina albitextura*), em três áreas de estudo na Austrália (A5, A7 e A9) (segundo Clark, 1962). (b) Número médio de ovos da mosca branca (*Aleurotrachelus jelinekii*) por folha de viburno (planta arbustiva), em Silwood Park, Berkshire, Reino Unido. Não foram coletadas amostras entre 1978 e 1979, nem entre 1984 e 1985 (segundo Southwood *et al.*, 1989). (c) As mudanças na abundância da garça real (*Ardea cinerea*) na Inglaterra e no País de Gales (medidas pelo número de ninhos ocupados) são facilmente atribuíveis a alterações nas condições ambientais (em particular, aos invernos rigorosos) (segundo Stafford, 1971).

é reforçada por um modelo que prevê os mesmos padrões para tal população (Southwood *et al.*, 1989).

Os estados estáveis alternativos têm sido também propostos para muitas interações envolvendo plantas e herbívoros, freqüentemente onde a pressão do pastejo parece ter provocado o "colapso" da vegetação. Esta passa de uma biomassa elevada para uma muito mais baixa, a qual permanece então estável no sentido de que não ocorre o retorno ao estado inicial (de biomassa elevada), mesmo quando a pressão do pastejo é drasticamente reduzida (van de Koppel *et al.*, 1997). São exemplos os campos da região de Sahel na África, pastejados pelo gado, e as plantas árticas ao longo da costa da Hudson Bay no Canadá, consumidas por gansos. A explicação convencional (Noy-Meir, 1975) tem sido essencialmente aquela representada na Figura 10.22: quando passam a uma situação de biomassa baixa, as plantas podem ter muito pouco material acima da superfície do solo e, portanto, um poder muito limitado de rebrotar imediatamente. Este é um "efeito Allee" clássico – a presa sofrendo de uma abundância demasiadamente *baixa* – levando a uma forma de "domo" nítida em sua isolinha. Entretanto, pode ser também que os problemas da biomassa vegetal baixa estejam associados à deterioração do solo – erosão, por exemplo – introduzindo no sistema um *feedback* positivo adicional: pastejo alto levando à biomassa vegetal baixa, produzindo condições de crescimento mais pobres, levando à biomassa vegetal mais baixa, provocando condições de crescimento ainda mais pobres, e assim por diante (van de Koppel *et al.*, 1997).

Por outro lado, existem muitos casos em que mudanças repentinas na abundância são claramente reflexos precisos de mudanças repentinas no ambiente ou em uma fonte alimentar. Por exemplo, o número de garças reais que nidificam na Inglaterra e no País de Gales normalmente flutua em torno de 4.000 a 4.500 pares, mas a população declina nitidamente após invernos particularmente rigorosos (Figura 10.23c). Essa espécie de ave se alimenta de peixes e é incapaz de encontrar alimento suficiente quando as águas continentais ficam congeladas por períodos longos, mas isto não é um indício de que os níveis populacionais mais baixos (2.000 a 3.000 pares) sejam um equilíbrio alternativo. Os choques populacionais são simplesmente o resultado da mortalidade dependente da densidade, da qual as garças reais se recuperam rapidamente.

Os modelos matemáticos mais simples das interações predador-presa produzem oscilações acopladas que são altamente instáveis. Contudo, adicionando a esses modelos elementos diferentes do realismo, é possível evidenciar as propriedades das verdadeiras relações predador-presa que provavelmente contribuem para a sua estabilidade. Um discernimento adicional proporcionado pelos modelos é que os sistemas predador-presa podem existir em mais de um estado estável. Vimos que uma variedade de padrões de abundância de predadores e presas, tanto na natureza quanto em laboratório, concordam com as conclusões derivadas dos modelos. Infelizmente, raras vezes temos condições de aplicar explicações específicas a determinados conjuntos de dados, porque poucas vezes são efetuadas as experimentações e as observações críticas para comprovar os modelos. As populações naturais são afetadas não somente por seus predadores ou suas presas, mas também por muitos outros fatores ambientais, que servem para "turvar as águas" quando são feitas comparações diretas com os modelos simples.

Além disso, a atenção dos pesquisadores que propõem modelos e dos que coletam dados (não necessariamente devem ser diferentes) está progressivamente se afastando dos sistemas de uma ou duas espécies, indo na direção daqueles em que três espécies interagem. Por exemplo, um patógeno que ataca um predador, que por sua vez ataca uma presa, ou um parasitóide e um patógeno que atacam presa e hospedeiro. É interessante constatar que em vários destes sistemas emergem propriedades dinâmicas inesperadas que não são exatamente a combinação esperada das interações das duas espécies componentes (Begon *et al.*, 1996; Holt, 1997). No Capítulo 14, voltaremos aos problemas da "abundância" em um contexto mais amplo.

Resumo

As populações de predadores e presas mostram uma variedade de padrões dinâmicos. A principal tarefa dos ecólogos é explicar as diferenças de um exemplo para o próximo.

Muitos modelos matemáticos ilustram uma tendência subjacente de populações de predadores e presas passarem por oscilações conjuntas (ciclos) de abundância. Explicamos o modelo de Lotka-Volterra, que é o mais simples modelo predador-presa de equação diferencial, e, usando isolinhas zero, mostramos que neste caso as oscilações acopladas são estruturalmente instáveis. O modelo também ilustra o papel, na geração de ciclos, de respostas numéricas atrasadas dependentes da densidade. Explicamos, igualmente, o modelo hospedeiro-parasitóide de Nicholson-Bailey, que também exibe oscilações instáveis.

Nestes dois modelos, os ciclos se estendem por várias gerações de presas (hospedeiros), mas outros modelos de sistemas de hospedeiro-parasitóide (e hospedeiro-patógeno) são capazes de gerar oscilações conjuntas com a duração de exatamente uma geração de hospedeiros.

Perguntamos se há uma boa evidência de ciclos predador-presa na natureza, enfocando especialmente um sistema constituído de lebre e lince e uma mariposa atacada por dois inimigos naturais. Mesmo quando predadores e presas exibem ciclos regulares de abundância, nunca é fácil demonstrar que estes são ciclos predador-presa.

Iniciamos um exame dos efeitos sobre a dinâmica de fatores desde modelos mais simples que examinam o adensamento. Para os predadores, a interferência mútua é a expressão mais importante disso. Examinamos os efeitos do adensamento no modelo de Lotka-Volterra, incluindo a predação dependente da razão: o adensamento estabiliza a dinâmica, embora este efeito seja mais intenso quando os predadores são menos eficientes. Conclusões essencialmente similares emergem de modificações do modelo de Nicholson-Bailey. Contudo, na natureza, existe pouca evidência direta desses efeitos.

A resposta funcional descreve a abundância de presas sobre a taxa de consumo dos predadores. Os três tipos de resposta funcional são explicados, incluindo o papel do tempo de manipulação na geração de respostas do tipo 2, bem como das variações no tempo de manipulação e eficácia na busca na geração de respostas do tipo 3. Explicamos as conseqüências dos diferentes tipos de respostas funcionais e do "efeito Allee" (diminuição do recrutamento em abundância baixa) para a dinâmica predador-presa. As respostas do tipo 2 tendem a desestabilizar e, as respostas do tipo 3, a estabilizar, mas na prática estas não são necessariamente importantes.

Os predadores freqüentemente exibem uma resposta de agregação. Examinamos os efeitos de refúgios e refúgios parciais no modelo de Lotka-Volterra, sugerindo que as heterogeneidades espaciais (e as respostas a elas) estabilizam a dinâmica predador-presa, freqüentemente em baixas densidades de presas. Entretanto, um trabalho posterior, especialmente com sistemas hospedeiro-parasitóide e o modelo Nicholson-Bailey, mostra que os efeitos da heterogeneidade são complexos. A estabilidade surge através da "agregação de risco", fortalecendo as dependências diretas da densidade já existentes. Porém, as respostas de agregação que

são espacialmente dependentes da densidade com menor probabilidade levam à agregação de risco e aumentam a estabilidade. Os modelos com movimento dentro da geração adicionalmente debilitam a significância das respostas de agregação na estabilização das interações hospedeiro-parasitóide. Uma perspectiva de metapopulação enfatiza que as diferenças entre manchas podem se estabilizar através da assincronia, e também que as interações predador-presa podem gerar padrões espaciais e temporais.

Na prática, têm sido demonstrados os efeitos estabilizadores da estrutura da metapopulação e dos refúgios, e a importância geral das respostas à heterogeneidade espacial na escolha de agentes de controle biológico é tema de debates acalorados.

Por fim, os sistemas predador-presa com mais de uma combinação de equilíbrio de predadores e presas são examinados como uma base possível de surtos de presas (ou predadores).

Capítulo 11
Decompositores e Detritívoros

11.1 Introdução

saprótrofos: detritívoros e decompositores

Quando as plantas e os animais morrem, seus corpos se tornam recursos para outros organismos. Naturalmente, em certo sentido, a maioria dos consumidores vive de matéria morta – o carnívoro captura e mata sua presa, e a folha viva apreendida por um herbívoro está morta no momento em que a digestão inicia. Os herbívoros, os carnívoros e os parasitos se distinguem de forma decisiva dos organismos estudados neste capítulo por afetarem diretamente a taxa com que seus recursos são produzidos. Seja um leão devorando uma gazela, uma gazela comendo ervas ou as ervas parasitadas por fungos causadores de ferrugem, a ação de capturar o recurso prejudica sua capacidade de gerar novos recursos (mais gazelas ou mais folhas de ervas). Diferentemente desses grupos, os saprótrofos (organismos que utilizam matéria orgânica morta) não controlam a taxa com que seus recursos se tornam disponíveis ou se regeneram; eles dependem da taxa com que alguma outra força (senescência, doença, luta, queda das folhas das árvores) libera o recurso do qual vivem. Existem exceções entre os parasitos necrotróficos (ver Capítulo 12), que matam e posteriormente continuam a extrair recursos do hospedeiro morto. Assim, o fungo *Botrytis cinerea* ataca as folhas vivas do feijoeiro, mas continua o ataque após a morte do hospedeiro. De maneira análoga, as larvas da mosca-varejeira de ovinos (*Lucilia cuprina*) podem parasitar e matar seu hospedeiro e depois continuam a alimentar-se do cadáver. Nestes casos, pode-se dizer que o saprótrofo tem um certo controle sobre a oferta do seu recurso alimentar.

... geralmente não controlam a oferta dos seus recursos – "controle pelo doador"

Distinguem-se dois grupos de saprótrofos: decompositores (bactérias e fungos) e detritívoros (animais consumidores de matéria morta). Pimm (1982) descreveu a relação que geralmente existe entre decompositores ou detritívoros e seu alimento como *controlada pelo doador*: o doador (presa; isto é, matéria orgânica morta) controla a densidade do receptor (predador; isto é, decompositor ou detritívoro), mas não o oposto. Isso difere fundamentalmente das interações predador-presa verdadeiramente interativas (ver Capítulo 10). Entretanto, enquanto geralmente não existe um *feedback* direto entre decompositores/detritívoros e a matéria morta consumida (e, assim, aplica-se a dinâmica controlada pelo doador), é possível perceber um efeito "mutualista" indireto mediante a liberação de nutrientes da serrapilheira em decomposição, que em última análise, pode afetar a taxa com que as árvores produzem mais serrapilheira. De fato, é na ciclagem de nutrientes que os decompositores e detritívoros desempenham seu papel fundamental (ver Capítulo 19). De modo mais amplo, naturalmente, as cadeias alimentares associadas à decomposição são típicas daquelas baseadas em plantas vivas: elas têm muitos níveis tróficos, incluindo predadores de decompositores (microbívoros) e de detritívoros, e consumidores desses predadores, além de exibirem uma gama de interações tróficas (não só controladas pelo doador).

decomposição definida

A *imobilização* ocorre quando um elemento (nutriente) inorgânico é incorporado a uma forma orgânica – em especial durante o crescimento das plantas verdes. A decomposição, ao contrário, envolve a liberação de energia e a *mineralização* de nutrientes químicos – conversão de elementos da forma orgânica para a inorgânica. A decomposição, definida como a desintegração gradual da matéria orgânica morta, é realizada por agentes físicos e biológicos. Ela culmina com a ruptura das moléculas complexas, ricas em energia, por parte de seus consumidores (decompositores e detritívoros), resultando em dióxido de carbono, água e nutrientes inorgânicos. Alguns dos elementos químicos permanecerão retidos durante certo tempo como parte da estrutura corporal dos organismos decompositores: a energia presente na matéria orgânica será utilizada para realizar trabalho e acabará perdida como calor. Por fim, a incorporação da energia solar na fotossíntese e a imobilização dos nutrientes inorgânicos na biomassa são equilibradas pela perda de energia calorífica e de nutrientes orgânicos quando a matéria orgânica é mineralizada.

Assim, uma determinada molécula de nutriente pode ser imobilizada e mineralizada sucessivamente na repetição da ciclagem de nutrientes. Nos Capítulos 17 e 18, discutiremos o papel geral desempenhado pelos decompositores e pelos detritívoros nos fluxos de energia e nutrientes em nível de ecossistema. No presente capítulo, introduzimos os organismos envolvidos nesses processos e examinamos de forma detalhada os modos como eles lidam com seus recursos.

decomposição ... de corpos mortos ...

Não só os corpos mortos de animais e plantas servem de recursos para os decompositores e detritívoros. A matéria orgânica morta é produzida continuamente durante a vida dos animais e das plantas, podendo constituir um recurso importante. Os organismos unitários se desprendem de partes mortas à medida que se desenvolvem e crescem – as películas das larvas de artrópodes e a pele das serpentes, a pele, a pelugem, as penas e os chifres de outros vertebrados. Os consumidores especialistas com freqüência são associados a esses recursos descartados. Entre os fungos, encontram-se especialistas decompositores de penas e de chifres, e existem artrópodes que se especializam em pele desprendida. A pele humana é um recurso para os ácaros domésticos, que são habitantes onipresentes da poeira das casas, causando problemas a muitas pessoas alérgicas.

... das partes desprendidas dos organismos ...

O desprendimento contínuo de partes mortas é característico de organismos modulares. Alguns pólipos de uma colônia de hidróides ou de corais morrem e se decompõem, e outras partes do mesmo geneta continuam regenerando novos pólipos. A maioria das plantas perde as folhas velhas e forma novas; a queda sazonal da serrapilheira sobre o chão da floresta é a mais importante de todas as fontes de recursos para os decompositores e detritívoros, mas os produtores não morrem neste processo. Nas raízes das plantas superiores também há desprendimento contínuo das coifas e das células corticais à medida que esses órgãos crescem no interior do solo. Esta oferta de matéria orgânica a partir das raízes produz a *rizosfera*, muito rica em recursos. Os tecidos vegetais em geral são permeáveis, de modo que os açúcares e compostos nitrogenados solúveis também se tornam disponíveis na superfície das folhas, sustentando o crescimento das bactérias e fungos da *filosfera*.

... das fezes

Por fim, as fezes dos animais, sejam elas produzidas por detritívoros, microbívoros, herbívoros, carnívoros ou parasitos, constituem uma outra categoria de recursos para os decompositores e detritívoros. Elas são constituídas de matéria orgânica morta, quimicamente relacionada com o alimento dos seus produtores.

O restante deste capítulo está dividido em duas partes. Na Seção 11.2, descrevemos os "atores" da "peça" saprotrófica e estudamos os papéis relativos das bactérias e fungos, por um lado, e dos detritívoros, por outro. Em seguida, na Seção 11.3, consideramos os problemas e processos relacionados ao consumo de detritos vegetais, fezes e carniça por parte dos detritívoros.

11.2 Os organismos

11.2.1 Decompositores: bactérias e fungos

Se os detritívoros não removerem um recurso imediatamente após a sua morte (como as hienas consumindo uma zebra morta), o processo de decomposição costuma iniciar com a colonização por bactérias e fungos. Ao mesmo tempo, há possibilidade de ocorrer outras mudanças: as enzimas dos tecidos mortos podem começar a autólise e decompor os carboidratos e as proteínas até formas mais simples e solúveis. A matéria morta também pode ser lixiviada pela chuva ou, em ambientes aquáticos, perder minerais e compostos orgânicos solúveis, à medida que forem dissolvidos na água.

as bactérias e os fungos são os colonizadores iniciais da matéria orgânica recém-morta

As bactérias e os esporos dos fungos são onipresentes no ar e na água e, em geral, presentes sobre a matéria (e com freqüência no interior dela) mesmo antes que ela esteja morta. Eles costumam ser os primeiros a ter acesso a um recurso. Esses colonizadores iniciais tendem a usar materiais solúveis, em especial aminoácidos e açúcares, que se difundem livremente. Eles carecem do rol de enzimas necessárias para digerir matérias estruturais, como a celulose, a lignina, a quitina e a queratina. Muitas espécies de *Penicillium*, *Mucor* e *Rhizopus*, os chamados "fungos do açúcar" no solo, crescem com rapidez nas fases iniciais da decomposição. Juntamente com as bactérias que possuem fisiologias oportunistas semelhantes, eles tendem a apresentar explosões populacionais sobre os substratos mortos recentemente. À medida que os recursos livres disponíveis são consumidos, essas populações entram em colapso, deixando densidades muito altas de estágios residuais, a partir dos quais podem ocorrer novas explosões populacionais, tão logo se torna disponível um outro recurso recém-morto. Entre os decompositores, tais populações podem ser consideradas "*r*-estrategistas", oportunistas (ver Seção 4.12). Um outro exemplo é proporcionado pelos colonizadores iniciais do néctar das flores, predominantemente as leveduras (fungos simples do açúcar); eles podem propagar-se até os frutos maduros, onde atuam sobre o açúcar do suco, produzindo álcool (como acontece na produção industrial do vinho e da cerveja).

decomposição doméstica e industrial

Na natureza, tal como nos processos industriais de elaboração do vinho ou do chucrute, a atividade dos colonizadores iniciais é dominada pelo metabolismo dos açúcares e fortemente influenciada pela aeração. Quando o suprimento de oxigênio é abundante, os açúcares são metabolizados a dióxido de carbono pelos micróbios em crescimento. Sob condições anaeróbicas, as fermentações produzem uma decomposição menos completa dos açúcares, resultando em subprodutos como o álcool e ácidos orgânicos, que alteram a natureza do ambiente para os colonizadores subseqüentes. Em especial, a diminuição do pH pela

produção de açúcares tem o efeito de favorecer a atividade fúngica, oposta à atividade bacteriana.

Os hábitats anóxicos são característicos de solos inundados e, especificamente, de sedimentos oceânicos e lacustres. Os sedimentos aquáticos recebem um suprimento contínuo de matéria orgânica morta proveniente da coluna de água acima, mas a decomposição aeróbica (em especial por bactérias) rapidamente esgota o oxigênio disponível, pois este só pode ser fornecido por difusão a partir da superfície do sedimento. Assim, a uma certa profundidade, que vai do zero até alguns centímetros abaixo da superfície, dependendo principalmente da carga de matéria orgânica, os sedimentos são completamente anóxicos. Abaixo deste nível, encontra-se uma variedade de tipos bacterianos, que empregam diferentes formas de respiração anaeróbica – isto é, em seu processo respiratório, eles usam aceptores terminais de elétrons inorgânicos, em vez de oxigênio. Os tipos bacterianos ocorrem segundo um padrão previsível, com as bactérias desnitrificantes na parte superior, as bactérias redutoras de enxofre logo abaixo e as bactérias metanogênicas na zona mais profunda. O sulfato é comparativamente abundante na água do mar, razão pela qual a zona das bactérias redutoras de enxofre é particularmente ampla (Fenchel, 1987b). A concentração de sulfato em lagos, ao contrário, é baixa e, portanto, a metanogênese desempenha um papel mais importante (Holmer e Storkholm, 2001).

Um forte componente de casualidade determina quais espécies serão as primeiras a colonizar uma matéria recém-morta, mas, em alguns ambientes, existem especialistas com atributos que aumentam suas chances de chegar em primeiro lugar. A matéria vegetal que cai nos riachos ou açudes com freqüência é colonizada por fungos aquáticos (p. ex., hifomicetos), que possuem esporos com extremidades pegajosas (Figura 11.1a) e, muitas vezes, exibem formas curiosas que parecem maximizar suas chances de serem transportados ou ficarem aderidos a esse folhiço. Eles podem dispersar-se dentro dos tecidos, crescendo de uma célula para outra (Figura 11.1b).

Após a colonização da matéria vegetal terrestre pelos fungos e bactérias "do açúcar", e talvez também após a lixiviação pela chuva ou dentro da água, os recursos residuais não são passíveis de difusão e resistem mais aos ataques. Em termos gerais, os principais componentes da matéria orgânica terrestre morta são, em uma seqüência de resistência crescente à decomposição, açúcares < (menos resistentes que) amido < hemiceluloses, pectinas e proteínas < celulose < ligninas < suberinas < cutinas. Portanto, após uma clivagem inicial rápida do açúcar, a decomposição prossegue mais lentamente e envolve especialistas microbianos, que podem usar celulose e ligninas e decompor compostos mais complexos, como proteínas, suberina (súber) e cutículas. Estes são compostos estruturais, e sua decomposição e metabolismo dependem do contato muito íntimo com os decompositores (as celulases, na sua maioria, são enzimas de superfície que requerem um efetivo contato físico entre o organismo decompositor e seu recurso). Os processos de decomposição podem depender, então, da taxa em que as hifas dos fungos penetram de célula a célula através das paredes celulares lignificadas. Na decomposição da madeira pelos fungos (principalmente homobasidiomicetos), podem ser reconhecidas duas categorias principais de decompositores especialistas: as podridões pardas, que podem decompor a celulose, mas deixam um resíduo pardo constituído predominantemente de lignina, e as podridões brancas, que decompõem principalmente a lignina e deixam um resíduo celulósico branco (Worrall *et al.*, 1997). As frústulas duras de diatomáceas mortas, ricas em silício, presentes nas comunidades fitoplanctônicas de lagos e oceanos, são semelhantes à madeira de comunidades terrestres. A regeneração do silício é crucial para o crescimento de novas diatomáceas, e a decomposição das frústulas é efetuada por bactérias especializadas (Bidle e Azam, 2001).

FIGURA 11.1 (a) Esporos (conídios) de fungos hifomicetos aquáticos presentes na espuma de um rio. (b) Rizomicélio do fungo aquático *Cladochytrium replicatum* dentro da epiderme de uma planta aquática. Os corpos circulares são zoosporângios (segundo Webster, 1970).

Os organismos capazes de utilizar compostos progressivamente mais difíceis de decompor na matéria vegetal representam uma sucessão natural que começa com os simples fungos do açúcar (principalmente ficomicetos e fungos imperfeitos), em geral continua com fungos septados (basidiomicetos e actinomicetos) e ascomicetos, que são de crescimento mais lento, produzem menos esporos, estabelecem íntimo contato com seu substrato e possuem um metabolismo mais especializado. A diversidade da microflora que decompõe uma folha caída tende a decrescer à medida que os últimos e mais resistentes resíduos são atacados por um número menor de espécies altamente especializadas.

A natureza mutável de um recurso durante sua decomposição é ilustrada na Figura 11.2a, para a serrapilheira de faia sobre o solo de uma floresta decídua temperada, no Japão. Os polifenóis e carboidratos solúveis desapareceram com rapidez, mas os componentes estruturais resistentes, a holocelulose e a lignina foram decompostos de modo muito mais lento. Os fungos responsáveis pela decomposição foliar seguiram uma sucessão que está associada à natureza mutável do recurso. A freqüência de ocorrência de espécies iniciais, como *Arthrinium* sp. (Figura 11.2b), estava correlacionada às diminuições das concentrações de holocelulose e carboidratos solúveis; Osono e Takeda (2001) sugerem que elas dependem desses componentes para o seu crescimento. Muitas espécies tardias, como *Mortierella ramanniana*, parecem contar com açúcares liberados por outros fungos capazes de decompor lignina.

As espécies de decompositores microbianos não são bioquimicamente muito versáteis; a maioria delas pode utilizar apenas um número limitado de substratos. É a diversidade de espécies envolvidas que possibilita a decomposição dos tecidos (estrutural e quimicamente complexos) do corpo morto de um animal ou de uma planta. Entre elas, uma variada microbiota de bactérias e fungos é capaz de executar a degradação completa da matéria morta, tanto de plantas quanto de animais. Entretanto, na prática, raramente elas atuam sozinhas, e, se assim o fizessem, o processo seria muito mais lento e incompleto. O principal fator que retarda a decomposição de resíduos orgânicos é a resistência das paredes celulares vegetais – um decompositor encontra bem menos barreiras no corpo de um animal. O processo de decomposição vegetal é bastante acelerado por qualquer atividade que triture e fragmente os tecidos, como acontece com a ação de mastigação dos detritívoros. Isto rompe as células e expõe ao ataque os conteúdos e as superfícies das paredes celulares.

11.2.2 Detritívoros e microbívoros especialistas

Os microbívoros são animais que operam junto com os detritívoros, podendo ser difícil distinguir os dois grupos. O nome microbívoro é reservado para animais diminutos que se especializam em alimentar-se de microflora, sendo capazes de ingerir bactérias e fungos e excluir os detritos sobre os quais estes se desenvolvem. A exploração dos dois grupos principais da microflora requer técnicas alimentares muito distintas, em especial por causa das diferenças da forma de crescimento. As bactérias (e as leveduras) exibem uma forma de crescimento colonial que surge pela divisão de organismos unicelulares, em geral sobre a superfície de partículas pequenas. Os especialistas consumidores de bactérias são inevitavelmente muito pequenos; entre eles se encontram protozoários de vida livre, como as amebas, tanto no solo como em ambientes aquáticos, e o nematódeo terrícola *Pelodera*, que não consome as partículas inteiras do sedimento, mas sim as bactérias sobre a superfície delas. Diferentemente da maioria das bactérias, os fungos são filamentosos, produzindo hifas extensivamente ramificadas, que em muitas espécies são capazes de penetrar na matéria orgânica. Alguns especialistas consumidores de fungos possuem estiletes perfurantes, sugadores (p. ex., o nematódeo *Ditylenchus*), que são inseridos nas hifas. No entanto, a maioria dos animais fungívoros pastejam sobre as hifas e as

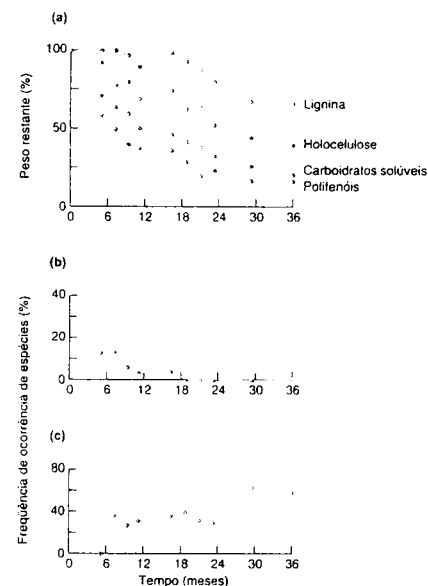



FIGURA 11.2 (a) Mudanças na composição da serrapilheira de faia (*Fagus crenata*) (em coletores de malha) durante a decomposição sobre um solo de floresta, no Japão, por um período de 3 anos. Os valores são expressos como porcentagens das quantidades iniciais. (b,c) mudanças na freqüência de ocorrência de espécies de fungos representativas de: (b) espécie inicial (*Arthrinium* sp.) e (c) espécie tardia (*Mortierella ramanniana*) (segundo Osono e Takeda, 2001).

consomem totalmente. Em alguns casos, existem estreitas relações mutualistas entre besouros, formigas e cupins e espécies de fungos característicos. Esses mutualismos são discutidos no Capítulo 13.

Observe que os microbívoros consomem um recurso vivo e não podem ser considerados organismos controlados pelo doador (Laakso *et al.*, 2000). Em um estudo sobre a decomposição de plantas herbáceas e fitoplâncton de água doce, em condições de laboratório, Jurgens e Sala (2000) acompanharam o destino de bactérias (decompositores) na presença e na ausência de protistas consumidores de bactérias, a saber: *Spumella* sp. e *Bodo saltans* (microbívoros). Na presença dos microbívoros, houve uma redução de 50 a 90% na biomassa bacteriana, e a comunidade bacteriana tornou-se dominada por formas grandes e resistentes ao pastejo, incluindo bactérias filamentosas.

Quanto maior é o animal, menor é a sua capacidade para distinguir entre a microflora (como alimento) e o detrito vegetal ou animal sobre o qual está crescendo. De fato, os detritívoros animais envolvidos na decomposição de matéria orgânica morta são, em sua maioria, consumidores generalistas, tanto do próprio detrito como das populações de microflora associadas a ele.

classificação de decompositores ... pelo tamanho, em ambientes terrestres ...

Os protistas e invertebrados que participam da decomposição de matérias mortas, vegetal e animal, constituem um grupo taxonomicamente distinto. Em ambientes terrestres, eles em geral são classificados de acordo com seu tamanho. Não se trata de um critério arbitrário de classificação, pois o tamanho é um atributo importante para os organismos que alcançam seus recursos escavando ou rastejando entre as aberturas e fendas da serrapilheira ou do solo. A *microfauna* (incluindo os microbívoros especialistas) abrange os protozoários, os vermes nematódeos e os rotíferos (Figura 11.3). Os principais grupos da meiofauna (animais com uma largura corporal entre 100 µm e 2 mm) são os ácaros da serrapilheira (Acari), os colêmbolos (Collembola) e os enquitreídeos (Enchytraeidae). A *macrofauna* (largura corporal de 2 a 20 mm) e, por último, a *megafauna* (> 20 mm), incluem os isópodes (Isopoda), diplópodes (Diplopoda), minhocas (Megadrili), caracóis e lesmas (Mollusca), e as larvas de certas moscas (Díptera) e determinados besouros (Coleoptera). Esses animais são responsáveis principalmente pela trituração de restos vegetais. Pela sua ação, eles podem provocar uma redistribuição em grande escala dos detritos e, assim, contribuir diretamente para o desenvolvimento da estrutura do solo. É importante observar que a microfauna, com seus curtos períodos de geração, opera na mesma escala das bactérias e pode trilhar a dinâmica de populações bacterianas, e a meiofauna e os fungos são de vida mais longa. Os detritívoros maiores e de vida mais longa, ao contrário, não podem ser finamente seletivos em sua dieta, mas escolhem manchas com atividade decompositora alta (J. M. Anderson, comunicação pessoal).

Charles Darwin (1888) estimou que, em algumas pastagens próximas à sua casa, as minhocas formavam uma nova camada de solo de 18 cm de espessura em 30 anos, acumulando por ano cerca de 50 toneladas ha^{-1} de excrementos na superfície do solo. A partir de então, valores desta ordem de grandeza têm sido confirmados em diversas ocasiões. Além disso, nem todas as espécies de minhoca depositam seus excrementos na superfície, de modo que a quantidade total de solo e matéria que elas movimentam pode ser muito maior do que essa. Nos locais onde as minhocas são abundantes, elas enterram a serrapilheira, misturam-na com o solo (e assim a expõem a outros decompositores e detritívoros), criam tocas (aumentando, dessa forma, a aeração e a drenagem do solo) e depositam fezes ricas em matéria orgânica. Não é surpresa que os especialistas em agricultura ecológica se preocupem com as práticas que reduzem as populações de minhocas.

Os detritívoros ocorrem em todos os tipos de hábitats terrestres e com freqüência são encontrados com notável riqueza em espécies e em números muito grandes. Assim, por exemplo, 1 m^2 de solo de floresta temperada pode conter mil espécies de animais, com populações superiores a 10 milhões de nematódeos e protozoários, 100 mil de colêmbolos e ácaros de solo e cerca de 50 mil de outros invertebrados (Anderson, 1978). A importância relativa da microfauna, da meiofauna e da macrofauna nas comunidades terrestres varia ao longo de um gradiente latitudinal (Figura 11.4). A microfauna é relativamente mais importante nos solos orgânicos em florestas boreais, tundra e deserto polar. Neste, a matéria orgânica abundante estabiliza o regime de umidade do solo e proporciona micro-hábitats apropriados para protozoários, nematódeos e rotíferos, que vivem nas películas intersticiais da água. Os solos minerais quentes e secos dos trópicos têm poucos animais desses tipos. Os solos profundos de florestas temperadas têm um caráter intermediário; eles mantêm as maiores populações de meiofauna de ácaros da serrapilheira, colêmbolos e enquitreídeos. A maioria dos demais grupos de animais do solo diminui numericamente em direção aos trópicos mais secos, onde são substituídos por cupins. A menor diversidade da meiofauna nessas regiões tropicais pode estar relacionada à falta de serrapilheira, devido à decomposição e consumo por cupins, refletindo tanto a baixa abundância de recursos quanto a pouca disponibilidade de micro-hábitats (J. M. Anderson, comunicação pessoal).

Também em uma escala mais localizada, a natureza e a atividade da comunidade de decompositores dependem das condições em que os organismos vivem. A temperatura tem um papel fundamental na determinação da taxa de decomposição, e, além disso, a espessura das lâminas de água sobre o material em decomposição estabelece limites absolutos sobre a microfauna e a microflora móveis (protozoários, nematódeos, rotíferos e aqueles fungos que apresentam estágios móveis em seus ciclos de vida). Tais organismos inexistem virtualmente em solos secos. Pode ser reconhecido um *continuum* desde condições secas, passando pelos solos alagados até os verdadeiros ambientes aquáticos. Nas primeiras, a quantidade de água e a espessura das lâminas de água são extremamente importantes; mas, à medida que percorremos um *continuum*, as condições mudam, tornando-se cada vez mais semelhantes às existentes no leito de uma comunidade de água aberta, onde é possível que a escassez de oxigênio, mais do que a disponibilidade de água, exerça um domínio sobre as vidas dos organismos.

FIGURA 11.3 Classificação do tamanho pela largura corporal de organismos em teias alimentares de decompositores terrícolas. Os seguintes grupos são totalmente carnívoros: opiliões (alimentam-se de artrópodes), quilópodes (centípedes) e araneídeos (aranhas) (segundo Swift *et al.*, 1979).

... e de acordo com o hábito alimentar em ambientes aquáticos

Em ecologia de água doce, o estudo dos detritívoros tem sido menos concentrado no tamanho dos organismos do que nos modos pelos quais eles obtêm seu alimento. Cummins (1974) classificou em quatro categorias principais os invertebrados consumidores que vivem em cursos d'água. Os *fragmentadores* são detritívoros que consomem matéria orgânica de partículas grosseiras (partículas com tamanho superior a 2 mm), alimentando-se toda vez que fragmentam o material. Muito freqüentes em cursos d'água, os fragmentadores – como as larvas dos tricópteros *Stenophylax* spp., os camarões de água doce (*Gammarus* spp.) e isópodes (p. ex., *Asellus* spp.) – alimentam-se de folhas caídas na água. Os *coletores* se alimentam de finas partículas de matéria orgânica (menores do que 2 mm). Os *coletores-apanhadores* obtêm partículas orgânicas mortas dos resíduos e sedimentos do leito do curso d'água, e os *coletores-filtradores* filtram partículas pequenas da coluna de água corrente. A Figura 11.5 mostra alguns exemplos. Os *pastadores-raspadores* têm peças bucais apropriadas para raspar e consumir a camada orgânica fixada às rochas; esta camada orgânica contém algas, bactérias, fungos e matéria orgânica morta adsorvida à

consomem totalmente. Em alguns casos, existem estreitas relações mutualistas entre besouros, formigas e cupins e espécies de fungos características. Esses mutualismos são discutidos no Capítulo 13.

Observe que os microbívoros consomem um recurso vivo e não podem ser considerados organismos controlados pelo doador (Laakso *et al.*, 2000). Em um estudo sobre a decomposição de plantas herbáceas e fitoplâncton de água doce, em condições de laboratório, Jurgens e Sala (2000) acompanharam o destino de bactérias (decompositores) na presença e na ausência de protistas consumidores de bactérias, a saber: *Spumella* sp. e *Bodo saltans* (microbívoros). Na presença dos microbívoros, houve uma redução de 50 a 90% na biomassa bacteriana, e a comunidade bacteriana tornou-se dominada por formas grandes e resistentes ao pastejo, incluindo bactérias filamentosas.

Quanto maior é o animal, menor é a sua capacidade para distinguir entre a microflora (como alimento) e o detrito vegetal ou animal sobre o qual está crescendo. De fato, os detritívoros animais envolvidos na decomposição de matéria orgânica morta são, em sua maioria, consumidores generalistas, tanto do próprio detrito como das populações de microflora associadas a ele.

classificação de decompositores pelo tamanho, em ambientes terrestres

Os protistas e invertebrados que participam da decomposição de matérias mortas, vegetal e animal, constituem um grupo taxonomicamente distinto. Em ambientes terrestres, eles em geral são classificados de acordo com seu tamanho. Não se trata de um critério arbitrário de classificação, pois o tamanho é um atributo importante para os organismos que alcançam seus recursos escavando ou rastejando entre as aberturas e fendas da serrapilheira ou do solo. A *microfauna* (incluindo os microbívoros especialistas) abrange os protozoários, os vermes nematódeos e os rotíferos (Figura 11.3). Os principais grupos da meiofauna (animais com uma largura corporal entre 100 µm e 2 mm) são os ácaros da serrapilheira (Acari), os colêmbolos (Collembola) e os enquitreídeos (Enchytraeidae). A *macrofauna* (largura corporal de 2 a 20 mm) e, por último, a *megafauna* (> 20 mm), incluem os isópodes (Isopoda), diplópodes (Diplopoda), minhocas (Megadrili), caracóis e lesmas (Mollusca), e as larvas de certas moscas (Diptera) e determinados besouros (Coleoptera). Esses animais são responsáveis principalmente pela trituração de restos vegetais. Pela sua ação, eles podem provocar uma redistribuição em grande escala dos detritos e, assim, contribuir diretamente para o desenvolvimento da estrutura do solo. É importante observar que a microfauna, com seus curtos períodos de geração, opera na mesma escala das bactérias e pode trilhar a dinâmica de populações bacterianas, e a meiofauna e os fungos são de vida mais longa. Os detritívoros maiores e de vida mais longa, ao contrário, não podem ser finamente seletivos em sua dieta, mas escolhem manchas com atividade decompositora alta (J. M. Anderson, comunicação pessoal).

Charles Darwin (1888) estimou que, em algumas pastagens próximas à sua casa, as minhocas formavam uma nova camada de solo de 18 cm de espessura em 30 anos, acumulando por ano cerca de 50 toneladas ha⁻¹ de excrementos na superfície do solo. A partir de então, valores desta ordem de grandeza têm sido confirmados em diversas ocasiões. Além disso, nem todas as espécies de minhoca depositam seus excrementos na superfície, de modo que a quantidade total de solo e matéria que elas movimentam pode ser muito maior do que essa. Nos locais onde as minhocas são abundantes, elas enterram a serrapilheira, misturam-na com o solo (e assim a expõem a outros decompositores e detritívoros), criam tocas (aumentando, dessa forma, a aeração e a drenagem do solo) e depositam fezes ricas em matéria orgânica. Não é surpresa que os especialistas em agricultura ecológica se preocupem com as práticas que reduzem as populações de minhocas.

Os detritívoros ocorrem em todos os tipos de hábitats terrestres e com freqüência são encontrados com notável riqueza em espécies e em números muito grandes. Assim, por exemplo, 1 m² de solo de floresta temperada pode conter mil espécies de animais, com populações superiores a 10 milhões de nematódeos e protozoários, 100 mil de colêmbolos e ácaros de solo e cerca de 50 mil de outros invertebrados (Anderson, 1978). A importância relativa da microfauna, da meiofauna e da macrofauna nas comunidades terrestres varia ao longo de um gradiente latitudinal (Figura 11.4). A microfauna é relativamente mais importante nos solos orgânicos em florestas boreais, tundra e deserto polar. Neste, a matéria orgânica abundante estabiliza o regime de umidade do solo e proporciona micro-hábitats apropriados para protozoários, nematódeos e rotíferos, que vivem nas películas intersticiais da água. Os solos minerais quentes e secos dos trópicos têm poucos animais desses tipos. Os solos profundos de florestas temperadas têm um caráter intermediário; eles mantêm as maiores populações de meiofauna de ácaros da serrapilheira, colêmbolos e enquitreídeos. A maioria dos demais grupos de animais do solo diminui numericamente em direção aos trópicos mais secos, onde são substituídos por cupins. A menor diversidade da meiofauna nessas regiões tropicais pode estar relacionada à falta de serrapilheira, devido à decomposição e consumo por cupins, refletindo tanto a baixa abundância de recursos quanto a pouca disponibilidade de micro-hábitats (J. M. Anderson, comunicação pessoal).

Também em uma escala mais localizada, a natureza e a atividade da comunidade de decompositores dependem das condições em que os organismos vivem. A temperatura tem um papel fundamental na determinação da taxa de decomposição, e, além disso, a espessura das lâminas de água sobre o material em decomposição estabelece limites absolutos sobre a microfauna e a microflora móveis (protozoários, nematódeos, rotíferos e aqueles fungos que apresentam estágios móveis em seus ciclos de vida). Tais organismos inexistem virtualmente em solos secos. Pode ser reconhecido um *continuum* desde condições secas, passando pelos solos alagados até os verdadeiros ambientes aquáticos. Nas primeiras, a quantidade de água e a espessura das lâminas de água são extremamente importantes; mas, à medida que percorremos um *continuum*, as condições mudam, tornando-se cada vez mais semelhantes às existentes no leito de uma comunidade de água aberta, onde é possível

FIGURA 11.3 Classificação do tamanho pela largura corporal de organismos em teias alimentares de decompositores terrícolas. Os seguintes grupos são totalmente carnívoros: opiliões (alimentam-se de artrópodes), quilópodes (centípedes) e araneídeos (aranhas) (segundo Swift *et al.*, 1979).

que a escassez de oxigênio, mais do que a disponibilidade de água, exerça um domínio sobre as vidas dos organismos.

de acordo com o hábito alimentar em ambientes aquáticos

Em ecologia de água doce, o estudo dos detritívoros tem sido menos concentrado no tamanho dos organismos do que nos modos pelos quais eles obtêm seu alimento. Cummins (1974) classificou em quatro categorias principais os invertebrados consumidores que vivem em cursos d'água. Os *fragmentadores* são detritívoros que consomem matéria orgânica de partículas grosseiras (partículas com tamanho superior a 2 mm), alimentando-se toda vez que fragmentam o material. Muito freqüentes em cursos d'água, os fragmentadores – como as larvas dos tricópteros *Stenophylax* spp., os camarões de água doce (*Gammarus* spp.) e isópodes (p. ex., *Asellus* spp.) – alimentam-se de folhas caídas na água. Os *coletores* se alimentam de finas partículas de matéria orgânica (menores do que 2 mm). Os *coletores-apanhadores* obtêm partículas orgânicas mortas dos resíduos e sedimentos do leito do curso d'água, e os *coletores-filtradores* filtram partículas pequenas da coluna de água corrente. A Figura 11.5 mostra alguns exemplos. Os *pastadores-raspadores* têm peças bucais apropriadas para raspar e consumir a camada orgânica fixada às rochas; esta camada orgânica contém algas, bactérias, fungos e matéria orgânica morta adsorvida à

FIGURA 11.4 Padrões da variação latitudinal na contribuição da macrofauna, da meiofauna e da microfauna nos ecossistemas terrícolas. A acumulação de matéria orgânica no solo (MOS) (inversamente proporcional à taxa de decomposição da serrapilheira) é favorecida pelas temperaturas baixas e pelo alagamento, que reduzem a atividade microbiana (Swift *et al.*, 1979).

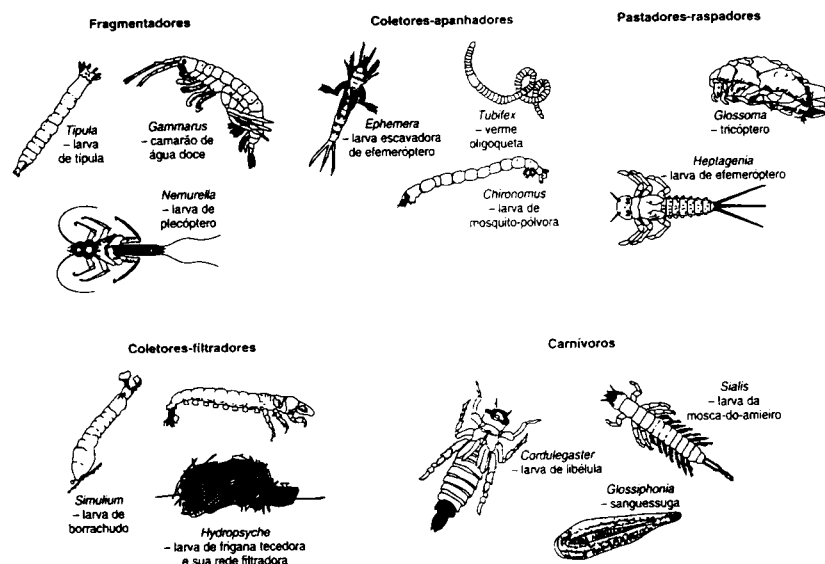



FIGURA 11.5 Exemplos de diversas categorias de consumidores invertebrados em ambientes de água doce.

superfície do substrato. A última categoria de invertebrados é a dos *carnívoros*. A Figura 11.6 apresenta as relações entre esses grupos de invertebrados e três categorias de matéria orgânica morta. Esse esquema, desenvolvido para comunidades de riachos, tem correspondentes evidentes em ecossistemas terrestres (Anderson, 1987), bem como em outros ecossistemas aquáticos. As minhocas são importantes fragmentadores, no solo, e vários crustáceos desempenham o mesmo papel no leito marinho. Por outro lado, a filtração é comum entre os organismos marinhos, mas não entre os terrícolas.

As fezes e os corpos de invertebrados aquáticos são, em geral, processados pelos fragmentadores e pelos coletores, juntamente com a matéria orgânica morta que provém de outras fontes. Nem mesmo as fezes grandes de vertebrados aquáticos parecem possuir uma fauna característica, provavelmente porque essas fezes costumam fragmentar-se, sendo dispersadas com rapidez, como resultado do movimento da água. A carniça também não possui uma fauna especializada – muitos invertebrados aquáticos são onívoros e se alimentam, na maior parte do tempo, de detritos vegetais e de fezes com seus microrganismos associados, mas sempre estão prontos para apanhar um pedaço de invertebrado morto ou de peixe, quando há oportunidade. Isso difere de situação verificada no ambiente terrestre, onde tanto as fezes quanto a carniça têm suas formas detritívoras especializadas (ver Seções 11.3.3 e 11.3.5).

Algumas comunidades animais são compostas quase exclusivamente por detritívoros e seus predadores. Isso é válido não apenas para o chão da floresta, mas também para os cursos d'água sombreados, as profundezas dos oceanos e lagos, bem como para os residentes permanentes de cavernas: em resumo, em todos os lugares cuja luz é insuficiente para uma fotossíntese apreciável, mas onde há uma entrada de matéria orgânica oriunda das comunidades vegetais próximas. O chão da floresta e os cursos d'água sombreados recebem a maior parte da sua matéria orgânica como folhas caídas das árvores. Os leitos dos oceanos e lagos estão sujeitos a um depósito contínuo de detritos procedentes de zonas superiores. As cavernas recebem matéria orgânica dissolvida e particulada, que percola através do solo e das rochas, junto com o material levado pelo vento e os resíduos dos animais migrantes.

11.2.3 Os papéis relativos dos decompositores e dos detritívoros

Os papéis dos decompositores e dos detritívoros na decomposição da matéria orgânica morta podem ser comparados de diversas maneiras. Uma comparação numérica revelará uma predominância das bactérias. Isso é quase inevitável, pois estamos contando células individuais. A comparação da biomassa fornece um quadro completamente distinto. A Figura 11.7 mostra as quantidades relativas de biomassa representadas em diferentes grupos envolvidos na decomposição da serrapilheira do chão da floresta (expressa como as quantidades relativas de nitrogênio). Na maior parte do ano, os decompositores (microrganismos) foram responsáveis por biomassa cinco a dez vezes mais abundante do que a dos detritívoros. A biomassa dos detritívoros variou menos ao longo do ano, porque eles são menos sensíveis às mudanças climáticas, e em um período do inverno foram até predominantes.

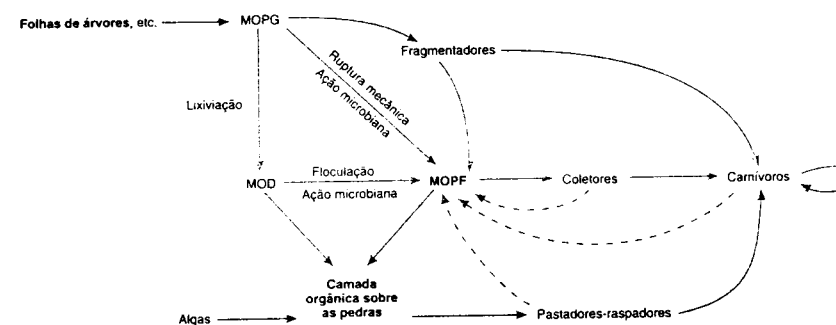



FIGURA 11.6 Modelo geral de fluxo de energia em um curso d'água. Uma fração de matéria orgânica de partículas grosseiras (MOPG), por lixiviação, passa rapidamente para o compartimento de matéria orgânica dissolvida (MOD). O restante é convertido em matéria orgânica de partículas finas (MOPF) mediante três processos: (i) ruptura mecânica; (ii) ação de microrganismos, causando uma partição gradual; (iii) fragmentação por partes dos fragmentadores. Observe também que todos os grupos animais contribuem com a MOPF pela produção de fezes (linhas tracejadas). A MOD também é convertida em MOPF pelo processo físico de floculação ou pela ingestão dos microrganismos. A camada orgânica aderida às pedras do leito do curso d'água deriva das algas, da MOD e da MOPF adsorvidas sobre uma matriz orgânica.

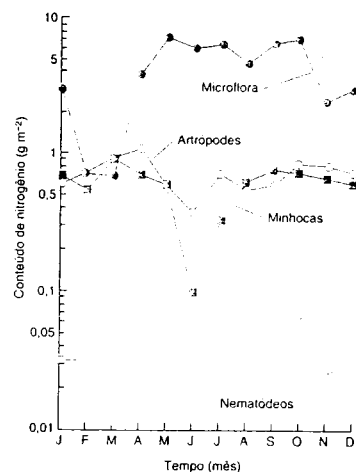



FIGURA 11.7 Importância relativa da microflora sobre a decomposição da serrapilheira de floresta, em comparação com artrópodes, minhocas e nematódeos, expressa em termos do seu conteúdo relativo de nitrogênio – uma medida da sua biomassa. A atividade microbiana é muito maior do que a dos detritívoros, mas a última é mais constante durante o ano (segundo Ausmus *et al.*, 1976).

Infelizmente, a biomassa dos diferentes grupos de decompositores é, por si só, uma medida insatisfatória da sua importância relativa no processo da decomposição. As populações de organismos com vidas curtas e atividade intensa podem contribuir mais para as atividades na comunidade do que as espécies maiores, lentas e de vida longa (p. ex., lesmas!), que têm maior contribuição para a biomassa.

Lillebo e colaboradores (1999), utilizando comunidades criadas artificialmente em laboratório, tentaram distinguir os papéis relativos de bactérias, microfauna (p. ex., flagelados) e macrofauna (p. ex., caracol *Hydrobia ulvae*) na decomposição de *Spartina maritima*, uma espécie típica de marisma. Ao final do estudo de 99 dias, 32% da biomassa de folhas de *S. maritima* permaneceram no tratamento com bactérias, e apenas 8% permaneceram quando a microfauna e a macrofauna também estavam presentes (Figura 11.8a). As análises separadas também revelaram que as bactérias foram responsáveis pela maior parte da mineralização dos conteúdos de carbono, nitrogênio e fósforo das folhas, mas a microfauna e, especialmente, a macrofauna aumentaram as taxas de mineralização do carbono e do nitrogênio (Figura 11.8b).

A decomposição da matéria morta não se deve apenas à soma das atividades dos micróbios e dos detritívoros: em grande parte, ela é o resultado da interação entre os dois grupos. A ação fragmentadora dos detritívoros, como a do caracol *Hydrobia ulvae* no experimento de Lillelo e colaboradores (1999), geralmente produz partículas menores com uma área de superfície maior (por unidade de volume de serrapilheira), aumentando, assim, a área de substrato disponível para o crescimento dos microrganismos. A atividade dos fungos pode ser estimulada pela ruptura, mediante pastejo, das redes hifais competidoras. Além disso, a atividade tanto dos fungos quanto das bactérias pode ser aumentada pela adição de nutrientes minerais por meio da urina e das fezes (Lussenhop, 1992).

Os modos pelos quais os decompositores e os detritívoros interagem podem ser estudados seguindo um fragmento foliar ao longo do processo de decomposição, concentrando a atenção em uma parte da parede de uma única célula. Inicialmente, quando a folha cai ao solo, o pedaço de parede celular está protegido do ataque microbiano porque se encontra dentro do tecido vegetal. A folha é em seguida mastigada, e o fragmento penetra no trato digestório de um isópode. Ali ele encontra uma nova flora microbiana, a intestinal, e é submetido às enzimas digestivas do isópode. O fragmento deixa o corpo do isópode, alterado devido à sua passagem pelo trato digestório. Ele agora faz parte das fezes do isópode e é atacado muito mais facilmente por microrganismos, pois foi fragmentado e parcialmente digerido. Enquanto os microrganismos estiverem colonizando-o, é possível que ele seja novamente ingerido, talvez por um colêmbolo coprófago, e atravesse o novo ambiente do intestino deste animal. Alguns fragmentos completamente digeridos podem ser novamente eliminados, desta vez nas fezes do colêmbolo, ficando ainda mais acessíveis aos microrganismos. Em sua trajetória desde um pedaço de tecido morto até seu destino inevitável de tornar-se dióxido de carbono e minerais, o fragmento pode passar por vários outros tratos digestórios.

FIGURA 11.8 (a) Perda de peso de folhas de *Spartina maritima* durante 99 dias, na presença de (i) macrofauna + microfauna + bactérias, (ii) microfauna + bactérias ou (iii) bactérias sozinhas (média ± desvio-padrão). (b) Porcentagem dos conteúdos iniciais de carbono, de nitrogênio e de fósforo, mineralizados durante 99 dias nos três tratamentos (segundo Lillelo *et al.*, 1999).

A fragmentação pelos detritívoros desempenha um papel-chave nos ambientes terrestres, devido à rigidez característica das paredes celulares dos detritos das plantas vasculares. O mesmo acontece em muitos ambientes de água doce, onde o folhiço terrestre constitui a maioria dos detritos disponíveis. Por outro lado, os detritos no nível trófico inferior nos ambientes marinhos consistem em células do fitoplâncton e das algas; as primeiras apresentam uma elevada área de superfície, sem necessidade de destruição física, e as algas, por não possuírem os polímeros estruturais das paredes celulares das plantas vasculares, são propensas à fragmentação por fatores físicos. É provável que a decomposição rápida dos detritos marinhos seja menos dependente da fragmentação pelos invertebrados: os fragmentadores são raros nos ambientes marinhos, em comparação com os ambientes terrestres e de água doce (Plante *et al.*, 1990).

A madeira morta coloca desafios especiais à colonização por microrganismos, devido à sua repartição desigual e à sua rigidez externa. Os insetos podem aumentar a colonização fúngica da madeira morta mediante o transporte dos fungos para o seu "alvo" ou mediante o incremento do acesso de propágulos fúngicos dispersados pelo ar até o floema e o xilema, por meio de perfurações na casca externa do caule. Muller *et al.* (2002) distribuíram pedaços-padrão da madeira de espruce (*Picea abies*) sobre o chão de uma floresta na Finlândia. Após dois anos e meio, foram registrados os números de "vestígios" (perfuração e mordida), os quais se correlacionaram com a perda de peso seco da madeira (Figura 11.9a). Essa correlação acontece por causa do consumo da biomassa pelos insetos, mas também, em uma proporção desconhecida, pela ação fúngica estimulada pela atividade dos insetos. Assim, a taxa de infecção fúngica sempre foi alta, quando houve mais do que 400 vestígios por pedaço de madeira, deixados pelo besouro ambrósia comum *Tripodendron lineatum* (Figura 11.9b). Esta espécie perfura profundamente o alburno e produz galerias de cerca de 1 mm de diâmetro. Algumas das espécies de fungos envolvidas provavelmente foram transmitidas pelo besouro (p. ex., *Ceratocystis piceae*), mas a invasão de outros tipos, dispersados pelo ar, provavelmente foi promovida pelas galerias abandonadas pelo besouro.

O aumento da respiração microbiana por ação dos detritívoros foi registrado também na decomposição de carcaças de pequenos mamíferos. Dois grupos de carcaças de roedores, sem insetos e pesando 25 g, foram expostos sob condições experimentais em um campo, na Inglaterra, no outono. Em um grupo, as carcaças mantiveram-

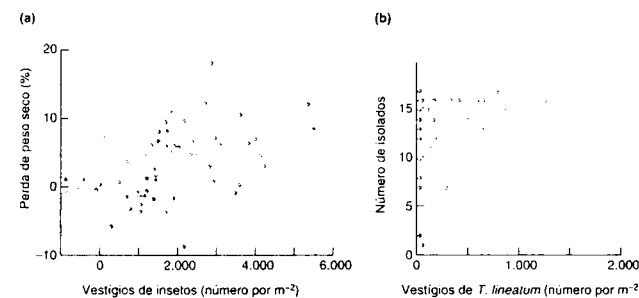



FIGURA 11.9 Relações entre (a) a decomposição de pedaços-padrão de madeira morta de espruce por um período de dois anos e meio, na Finlândia, e o número de vestígios de insetos, e (b) a taxa de infecção fúngica (número de isolados fúngicos por pedaço-padrão de madeira) e o número de vestígios deixados pelo besouro *Tripodendron lineatum*. A perda de peso seco e o número de vestígios de insetos em (a) foram obtidos pela subtração dos valores para cada amostra de madeira mantida em uma caixa permanentemente fechada com rede de malha bem fina do valor correspondente para sua réplica mantida em uma caixa-controle que permitiu a entrada de insetos. Em alguns casos, a perda de peso seco da amostra de madeira da réplica foi menor, de modo que a porcentagem da perda de peso foi negativa. Isto é possível porque o número de visitas de insetos não explica totalmente a variação na perda de peso seco (segundo Muller *et al.*, 2002).

se intactas. Nos corpos do segundo grupo, foram feitos túneis artificiais mediante perfuração repetida com agulha de dissecação, a fim de simular a ação das larvas da mosca-varejeira nas carcaças. Os resultados deste experimento se equiparam aos do estudo da decomposição da madeira referido; aqui, os túneis intensificaram a atividade microbiana (Figura 11.10), por meio da dispersão da microflora e do aumento da aeração da carcaça.

11.2.4 Estequiometria ecológica e a composição química de decompositores, detritívoros e seus recursos

A estequiometria ecológica – definida por Elser e Urabe (1999) como a análise das restrições e conseqüências nas interações ecológicas do balanço de massa de elementos químicos múltiplos (em particular as razões carbono:nitrogênio e carbono:fósforo) – é uma abordagem que pode esclarecer as relações entre recursos e consumidores. Muitos estudos têm enfocado as relações planta-herbívoro (Hessen, 1997), mas a abordagem é também importante quando se consideram os decompositores, os detritívoros e seus recursos.

Existe uma grande diferença entre a composição química do tecido vegetal morto e a dos tecidos dos organismos heterotróficos que o consomem e o decompõem. Enquanto os polissacarídeos estruturais são os principais componentes dos tecidos vegetais, especialmente das suas paredes celulares, nos corpos dos microrganismos e dos detritívoros eles têm um significado apenas pequeno. Entretanto, por serem mais difíceis de digerir do que os carboidratos e as proteínas, os compostos químicos estruturais constituem ainda um componente expressivo das fezes dos detritívoros. Quimicamente, as fezes dos detritívoros e o tecido vegetal têm muito em comum, mas os conteúdos em proteínas e lipídeos dos detritívoros e dos decompositores são significativamente mais altos do que os das plantas e das fezes.

A taxa de decomposição da matéria orgânica morta depende muito da composição bioquímica desta. Isso se deve aos elevados conteúdos em nitrogênio e fósforo do tecido vegetal, indicativos de demandas altas destes nutrientes. De maneira geral, as relações estequiométricas de carbono:nitrogênio (C: N) e carbono:fósforo (C: P) nos decompositores são 10:1 e 100:1, respectivamente (p. ex., Goldman *et al.*, 1987). Em outras palavras, uma população microbiana de 111 g pode desenvolver-se somente se houver disponibilidade de 10 g de nitrogênio e 1 g de fósforo. As plantas terrícolas apresentam razões muito mais elevadas, variando de 19 a 315:1, para C:N, e de 700 a 7.000:1, para C:P (Enriquez *et al.*, 1993). Conseqüentemente, esse material pode sustentar apenas uma biomassa limitada de organismos decompositores e, por isso, todo o andamento do processo de decomposição será limitado pela disponibilidade de nutrientes. As plantas marinhas e de água doce tendem a ter razões mais semelhantes às dos decompositores (Duarte, 1992) e suas taxas de decomposição são correspondentemente mais rápidas (Figura 11.11a). A Figura 11.11b e c ilustra a forte relação entre as concentrações iniciais de nitrogênio e fósforo no tecido vegetal e sua taxa de decomposição para uma ampla gama de detritos vegetais provenientes de espécies terrícolas, de água doce e marinhas.

A taxa de decomposição da matéria orgânica morta é influenciada também por nutrientes inorgânicos, em especial nitrogênio (como amônio ou nitrato), que se acham disponíveis no ambiente. Assim, a absorção de nitrogênio do exterior permite sustentar uma massa microbiana maior, e a decomposição procede mais rapidamente. A matéria vegetal herbácea, por exemplo, se decompõe com mais rapidez nos cursos d'água da Nova Zelândia que correm pelos campos melhorados para o pastejo (onde a água é, em conseqüência, mais rica em nitrato) do que nos cursos d'água "não-melhorados" (Young *et al.*, 1994).

Uma conseqüência da capacidade dos decompositores de usar nutrientes inorgânicos é que, após a adição de material vegetal ao solo, o nível de nitrogênio no solo tende a baixar rapidamente à medida que ele é incorporado à massa microbiana. Este efeito é evidente em especial na agricultura, em que a ação de enterrar os restolhos pode provocar uma deficiência de nitrogênio para a cultura subseqüente. Em outras palavras, os decompositores competem com as plantas pelo nitrogênio inorgânico. Isso suscita uma questão significativa e algo paradoxal. Vimos que as plantas e os decompositores estão ligados por um *mutualismo* indireto, mediado pela ciclagem de nutrientes – as plantas fornecem energia e

FIGURA 11.10 Evolução do dióxido de carbono (CO_2), uma medida da atividade microbiana, de carcaças de pequenos mamíferos colocadas em cilindros de "respiração" e protegidas dos ataques de insetos. Um grupo de carcaças se manteve intacto, e o segundo grupo foi perfurado repetidamente com agulha de dissecação, para simular a ação dos túneis abertos pelas larvas da mosca-varejeira (segundo Putman, 1978a).

FIGURA 11.11 (a) Diagramas em blocos, mostrando as taxas de decomposição registradas para detritos de diferentes fontes. A taxa de decomposição está expressa como *k* (em unidades logarítmicas por dia), derivada da equação $W_t = W_o e^{-kt}$, que descreve a perda do peso seco vegetal (*W*) com o tempo (*t*) desde o início das medições. Os blocos abrangem os valores de 25 e 75% de todos os dados registrados na bibliografia para cada tipo de planta. A linha central representa a mediana, e as barras abrangem o limite de confiança de 95%. São apresentadas também as relações entre a taxa de decomposição e as concentrações iniciais nos tecidos (% do peso seco) de (b) nitrogênio e (c) fósforo. As linhas referem-se aos ajustes das retas de regressão, e os círculos vazios e cheios representam a decomposição dos detritos sobre o solo e submersos, respectivamente (segundo Enriquez *et al.*, 1993).

nutrientes sob forma orgânica, que são utilizados pelos decompositores, e estes mineralizam o material orgânico de volta a uma forma inorgânica, que pode novamente ser usada pelas plantas. Entretanto, as restrições estequiométricas sobre o carbono e nutrientes também levam à *competição* entre as plantas e os decompositores (em geral por nitrogênio, em comunidades terrestres, com freqüência por fósforo, em comunidades de água doce, e nitrogênio ou fósforo, em comunidades marinhas).

Daufresne e Loreau (2001) desenvolveram um modelo que incorpora relações mutualistas e competitivas, formulando a seguinte questão: "que condições devem ser encontradas para a coexistência de plantas e decompositores e para que o ecossistema persista integralmente?" Esse modelo mostrou que o sistema planta-decompositor é, em geral, persistente (ambos os compartimentos, planta e decompositor, alcançam um estado estacionário positivo e estável) somente se o crescimento do decompositor for limitado pela disponibilidade de carbono no detrito – e esta condição pode ser atingida somente se a capacidade competitiva dos decompositores para um nutriente limitante (p. ex., nitrogênio) for grande bastante, comparada com a de plantas, para manter-se em um estado de limitação do carbono. Quando os decompositores não forem suficientemente competitivos, eles se tornam limitados pelos nutrientes, e o sistema, por fim, entra em colapso. Daufresne e Loreau (2001) observam que os poucos estudos experimentais até agora realizados mostram que as bactérias podem, de fato, competir com plantas por nutrientes inorgânicos.

Diferentemente das plantas terrícolas, os corpos de animais têm razões de nutrientes semelhantes às da biomassa microbiana; por isso, sua decomposição não é limitada pela disponibilidade de nutrientes, e os corpos animais tendem a se decompor muito mais rápido do que o material vegetal.

Quando os organismos mortos ou suas partes se decompõem dentro do solo ou sobre ele, eles começam a adquirir a razão C:N dos decompositores. Em geral, se um material com um conteúdo de nitrogênio inferior a 1,2 a 1,3% for adicionado ao solo, todos os íons amônio disponíveis são absorvidos. Se o material tem um conteúdo de nitrogênio superior a 1,8%, os íons amônio tendem a ser liberados. Uma conseqüência disso é que as razões C:N dos solos tendem a ser bastante constantes, com valores em torno de 10; o sistema dos decompositores é, em geral, notavelmente homeostático. Entretanto, em situações extremas, em que o solo é muito ácido ou está inundado, a razão pode chegar a 17 (o que indica que a decomposição é lenta).

Não se deve cogitar que a única atividade dos decompositores microbianos da matéria morta seja a de eliminar o carbono pela respiração e mineralizar o restante. Uma conseqüência importante do crescimento microbiano é a acumulação de subprodutos, em particular celulose fúngica e polissacarídeos microbianos, que podem ser lentamente decompostos e contribuir para a manutenção da estrutura do solo.

11.3 Interações detritívoro-recurso

11.3.1 Consumo de detritos vegetais

Dois dos principais componentes inorgânicos das folhas e madeiras mortas são a celulose e a lignina. Esses constituintes impõem problemas digestivos consideráveis aos consumidores animais, pois a maioria não é capaz de produzir a maquinaria enzimática para desdobrá-los. O catabolismo da celulose (celulólise) requer enzimas do tipo *celulase*. Sem elas, os detritívoros são incapazes de digerir os componentes celulósicos dos detritos e, portanto, não podem extrair deles nem ener-

gia para realizar trabalho, nem os módulos químicos mais simples para a síntese de seus próprios tecidos. As celulases de origem animal têm sido identificadas de maneira definitiva em pouquíssimas espécies, incluindo uma espécie de barata, alguns cupins superiores da subfamília Nasutitermitinae (Martin, 1991) e o verme-de-navio (*Teledo navalis*), um molusco marinho bivalve que perfura os cascos dos navios. Nesses organismos, a celulólise não coloca problemas especiais.

A maioria dos detritívoros não possui celulases próprias e, por isso, depende da produção dessas enzimas por decompositores associados ou, em alguns casos, por protozoários. As interações abrangem desde o *mutualismo obrigatório* entre um detritívoro e uma microflora ou microfauna intestinal específica e permanente, passando por um *mutualismo facultativo*, em que os animais utilizam celulases produzidas por uma microflora ingerida com detritos à medida que passa por um intestino não-especializado, até animais que ingerem os produtos metabólicos da microflora externa, produtora de celulase associada a restos vegetais ou às fezes em decomposição (Figura 11.12).

Uma ampla gama de detritívoros parece ter de depender de organismos exógenos para digerir a celulose. Os invertebrados consomem os detritos vegetais parcialmente digeridos juntamente com as bactérias e os fungos associados, obtendo, sem dúvida, uma expressiva proporção de energia e nutrientes necessários, graças à digestão da própria microflora. Pode-se dizer que esses animais, como o colêmbolo *Tomocerus*, utilizam um "rume externo" para obter matérias assimiláveis a partir de restos vegetais indigeríveis. Esse processo alcança sua especialização máxima no besouro ambrósia e em certas espécies de formigas e cupins, que "cultivam" em hortas especialmente escavadas (ver Capítulo 13).

Encontram-se exemplos claros de mutualismo obrigatório entre certas espécies de baratas e de cupins que dependem de bactérias e protozoários simbióticos para a digestão dos polissacarídeos estruturais das plantas. Nalepa e colaboradores (2001) descrevem a evolução de mutualismo digestivo entre Dictyoptera (baratas e cupins), a partir de ancestrais semelhantes à barata do carbonífero superior, que se alimentavam de vegetação em putrefação e dependiam de um "rume externo". Os próximos estágios envolveram internalização progressiva da microbiota associada a detritos vegetais, desde a coprofagia indiscriminada (consumo de fezes por várias espécies detritívoras) até níveis crescentes de comportamento social e gregário que garantiam aos recém-nascidos receber inoculações apropriadas da biota intestinal. Quando a transferência direta de fluidos do intestino posterior, da bolsa retal do progenitor para a boca do recém-nascido, evoluiu em certas baratas e cupins inferiores, alguns micróbios foram capturados e se tornaram ecologicamente dependentes do hospedeiro. Este estado especializado assegurou a transferência direta do rume interno, em particular daqueles componentes que degenerariam se expostos ao ambiente externo. Nos cupins inferiores, como, por exemplo, *Eutermes*, os protozoários simbióticos constituem até mais de 60% do peso corporal do inseto. Os protozoários situam-se no intestino posterior, que é dilatado e forma uma bolsa retal. Eles ingerem partículas finas de madeira e são responsáveis por uma ampla atividade celulolítica, que conta também com o envolvimento de bactérias. Os cupins que se alimentam de madeira geralmente mostram efetiva digestão de celulose, mas não de lignina, exceto para *Reticulitermes*, que digere 80% ou mais da lignina presente em seu alimento.

Considerando a aparente versatilidade do processo evolutivo, é surpreendente que tão poucos animais consumidores de vegetais sejam capazes de produzir suas próprias enzimas de celulase. Segundo Janzen (1981), a celulose é o principal material de construção das plantas "pela mesma razão que são construídas casas de concreto em áreas com elevada atividade dos cupins". Portanto, ele considera o uso da celulose como uma defesa contra o ataque de organismos superiores, que raramente podem digeri-la sem ajuda. De uma perspectiva diferente, sugere-se que a capacidade celulolítica é incomum apenas porque se trata de uma característica raramente vantajosa para os animais que a possuem (Martin, 1991). Por um lado, comunidades bacterianas diversas se encontram comumente no intestino posterior, e isso pode ter facilitado a evolução da celulólise mediada pela simbiose. Por outro lado, as dietas dos consumidores de vegetais em geral têm um suprimento limitado de nutrientes críticos, como o nitrogênio e o fósforo, do que de energia, que a celulólise liberaria. Isso impõe a necessidade de processar volumes elevados de material para extrair as quantidades exigidas de nutrientes, em vez da eficiente extração de energia a partir de pequenos volumes de material.

FIGURA 11.12 Gama de mecanismos que os detritívoros adotam para digerir a celulose (celulólise) (segundo Swift *et al.*, 1979).

Devido à freqüente associação extremamente íntima entre micróbios, detritos vegetais e fezes animais, é inevitável que existam muitos consumidores generalistas que ingiram todos esses recursos. Em outras palavras, muitos animais simplesmente não conseguem capturar uma porção de um recurso sem ingerir os outros. A Figura 11.13 ilustra os diversos componentes dos conteúdos intestinais de 45 espécies de colêmbolos (todas as espécies combinadas), coletadas em diferentes profundidades na serrapilheira e no solo de florestas de faia da Bélgica. As espécies ocorrentes nos 2 cm superiores viviam em um hábitat derivado de folhas de faia em estágios distintos de decomposição microbiana, onde também eram comuns microalgas, fezes de lesmas e isópodes, bem como grãos de pólen. Suas dietas continham todos os componentes locais, mas pouco da serrapilheira de faia, espécie muito abundante nos locais de estudo. Em profundidades intermediárias (2 a 4 cm), se alimentavam principalmente de esporos e hifas de fungos, junto com fezes de invertebrados (em especial as fezes de enquitreídeos recentemente depositadas). Nas profundidades mais baixas, suas dietas consistiam principalmente em material micorrízico (os colêmbolos comeram a parte fúngica da associação do fungo com a raiz vegetal) e detritos de plantas superiores (em especial derivados de raízes). Houve claras diferenças interespecíficas tanto nas distribuições verticais quanto na importância relativa dos diferentes componentes da dieta, e algumas espécies revelaram-se consumidores mais especializados do que outros (p. ex., *Isotomiella minor* comeu apenas fezes, e *Willemia aspinata* comeu apenas hifas de fungos). Contudo, a maioria consumiu mais do que um dos potenciais componentes da dieta, e muitas se mostraram notavelmente generalistas (p. ex., *Protaphorura eichhorni* e *Mesaphorura yosii*) (Ponge, 2000).

11.3.2 Consumo de frutos caídos

Naturalmente, nem todo detrito vegetal é tão difícil de digerir para os detritívoros. Os frutos caídos, por exemplo, são facilmente explorados por muitos tipos de consumidores oportunistas, incluindo insetos, aves e mamíferos. Entretanto, como todos os detritos, os frutos em decomposição têm uma microflora associada, neste caso dominada principalmente por leveduras. As moscas-das-frutas (*Drosophila* spp.) se especializam em alimentar-se dessas leveduras e de seus subprodutos; e em uma compostagem doméstica de frutos, na Austrália, foram encontradas cinco espécies de *Drosophila* com preferências por determinadas categorias de frutas e hortaliças em decomposição (Oakeshott *et al.*, 1982). *Drosophila hydei* e *D. immigrans* preferem melões, *D. busckii* é especializada em hortaliças em decomposição, e *D. simulans* consome uma variedade de frutos. Entretanto, *D. melanogaster*, bastante comum, mostra uma clara preferência por

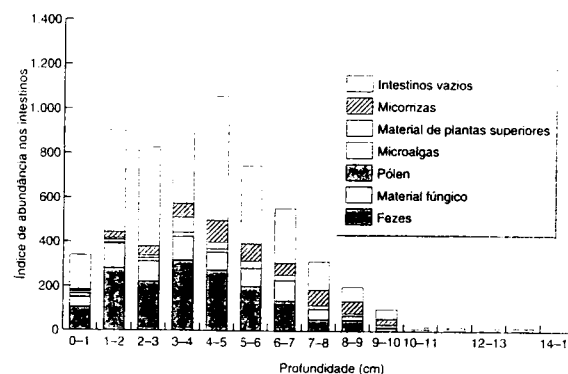
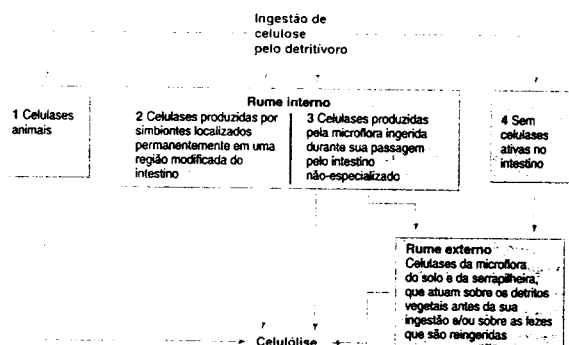



FIGURA 11.13 Distribuição de categorias de conteúdos intestinais de colêmbolos (n = 6.255) (Collembola; todas as espécies combinadas) em relação à profundidade na serrapilheira/solo de florestas de faia na Bélgica (segundo Ponge, 2000).

uvas e pêras em decomposição. Observe que os frutos em decomposição podem ter um elevado teor alcoólico. As leveduras são comumente os primeiros colonizadores, e os açúcares dos frutos são fermentados a álcool, que em geral é tóxico, às vezes mesmo para as próprias leveduras. *Drosophila melanogaster* tolera esses elevados níveis de álcool porque produz grandes quantidades de álcool desidrogenase (ADH), uma enzima que decompõe etanol a metabólitos inofensivos. As hortaliças em decomposição produzem pouco álcool, e *D. busckii*, que se associa a elas, produz muito pouco ADH. As espécies que preferiam melões moderadamente alcoólicos produziram níveis intermediários de ADH. *Drosophila melanogaster* associa-se também aos resíduos da elaboração do vinho.

11.3.3 Fezes de invertebrados como alimento

Uma grande proporção da matéria orgânica morta nos solos e em sedimentos aquáticos consiste provavelmente em fezes de invertebrados, que os detritívoros generalistas costumam incluir em suas dietas. Algumas das fezes derivam de insetos pastadores. Em laboratório, as fezes das larvas de *Operophthera fagata* que consumiram folhas de faia (*Fagus sylvatica*), sob a influência da lixiviação e da degradação microbiana, se decompuseram com mais rapidez do que a própria serrapilheira foliar; no entanto, a taxa de decomposição foi muito aumentada quando os isópodes detritívoros (*Porcellio scabar* e *Oniscus asellus*) se alimentaram de fezes (Figura 11.14). Assim, as taxas de decomposição e de liberação de nutrientes para o solo, a partir de fezes de pastadores, podem ser aumentadas mediante a atividade alimentar de detritívoros coprófagos.

As fezes de detritívoros são comuns em muitos ambientes. Em alguns casos, a reingestão das fezes pode ter uma grande importância, pelo fornecimento de micronutrientes essenciais ou de recursos altamente assimiláveis. Na maioria dos casos, entretanto, é provável que não existam nítidos benefícios nutritivos no consumo de fezes, em comparação com o de detritos dos quais as fezes foram derivadas. Assim, o isópode *Porcellio scabar* teve um ganho menor pelo consumo de suas fezes, mesmo quando elas foram inoculadas experimentalmente com micróbios, do que pelo consumo direto da serrapilheira foliar do amieiro (*Alnus glutinosa*) (Kautz *et al.*, 2002). Por outro lado, no caso das folhas do carvalho (*Quercus robur*), com menor preferência nutricional, as fezes inoculadas propiciaram um aumento pequeno, mas significativo, na taxa de crescimento, em comparação com o material foliar da planta-mãe de carvalho. A coprofagia pode ser mais valiosa quando a qualidade do detrito é particularmente baixa.

a "coprofagia" pode ser mais valiosa quando a qualidade do detrito é baixa

Um caso notável de coprofagia foi revelado em alguns pequenos lagos da zona pantanosa do nordeste da Inglaterra (MacLachlan *et al.*, 1979). Esses corpos d'água escuros têm penetração restrita de luz, devido às substâncias húmicas dissolvidas provenientes da turfeira do entorno, sendo caracteristicamente pobres em nutrientes para as plantas. A produção primária é insignificante. O principal aporte orgânico consiste em partículas de turfeira de baixa qualidade, resultantes da erosão das margens. No momento em que a turfeira deixa o estado de suspensão para depositar-se, ela foi colonizada principalmente por bactérias, e seus conteúdos calórico e protéico aumentaram em 23 e 200%, respectivamente. Essas pequenas partículas são consumidas por larvas detritívoras de *Chironomus lugubris*, um mosquito-pólvora não-picador. As fezes produzidas pelas larvas são colonizadas de modo completo e abundante por fungos; sua atividade microbiana se intensifica, e elas poderiam constituir um recurso alimentar de alta qualidade. Porém, principalmente por serem demasiado grandes e duras para as peças bucais das larvas de *Chironomus*, as fezes não são reingeridas. No entanto, para outro habitante comum do lago, o pequeno crustáceo

FIGURA 11.14 Perda cumulativa de massa da serrapilheira foliar da faia e das fezes de larvas pastadoras (*Operophthera fagata*) na presença e na ausência de forrageio por isópodes. Os erros-padrão são mostrados (segundo Zimmer e Topp, 2002).

Chydorus sphaericus, as fezes do quironomídeo são muito atrativas. Em geral, esta espécie se encontra associada a essas fezes e provavelmente depende delas como fonte alimentícia. Esse crustáceo apreende as pelotas de fezes do quironomídeo com a valva de sua carapaça e as faz girar enquanto raspa sua superfície, causando sua desintegração gradual. No laboratório, foi demonstrado que a presença do crustáceo acelera drasticamente a transformação de pelotas grandes de *Chironomus* em partículas menores. O detalhe final e mais intrigante da história é que as fezes fragmentadas do quironomídeo (provavelmente misturadas com as fezes do crustáceo) agora são pequenas o bastante para que ele possa usá-las novamente. É provável que as larvas de *Chironomus lugubris* cresçam mais rápido na presença de *Chydorus sphaericus* devido à disponibilidade de material fecal adequado para comer. A interação beneficia ambos os participantes.

11.3.4 Fezes de vertebrados como alimento

os excrementos dos carnívoros são atacados principalmente por bactérias e fungos

Os excrementos de vertebrados carnívoros são relativamente de baixa qualidade. Os carnívoros assimilam seu alimento com alta eficiência (em geral digerem 80% ou mais) e suas fezes retêm apenas os componentes menos digeríveis. Além disso, os carnívoros são necessariamente muito menos comuns do que os herbívoros, e é provável que seus excrementos não sejam abundantes o suficiente para sustentar uma fauna detritívora especialista. Os escassos resultados de pesquisa sugerem que a decomposição é efetuada quase que inteiramente por bactérias e fungos (Putman, 1983).

a "autocoprofagia" entre herbívoros mamíferos

As fezes dos herbívoros, ao contrário, contêm ainda uma grande quantidade de matéria orgânica. A autocoprofagia (reingestão das próprias fezes) é um hábito amplamente difundido entre herbívoros mamíferos de porte pequeno a médio, sendo registrada em coelhos e lebres, roedores, marsupiais e um primata (Hirakawa, 2001). Muitas espécies produzem fezes macias e duras, sendo as primeiras ricas em vitaminas e proteínas microbianas, em geral reingeridas (diretamente do ânus). Quando impedidos de reingestão, muitos animais exibem sintomas de desnutrição e crescem mais lentamente.

os excrementos de herbívoros sustentam seus próprios detritívoros característicos

Os excrementos dos herbívoros apresentam uma distribuição suficientemente densa no ambiente para sustentar sua própria fauna característica, que consiste em muitos visitantes ocasionais, mas com vários consumidores específicos. A remoção dos excrementos varia sazonal e espacialmente. Nas regiões tropicais e nas temperadas quentes, a atividade predominante ocorre durante as chuvas de verão. Já nos climas do tipo mediterrâneo, a remoção dos excrementos é mais alta durante a primavera, após as chuvas de inverno, e novamente no meio do verão, quando as temperaturas são altas (Davis, 1996). A remoção dos excrementos também ocorre com taxas mais elevadas em situações de boa luminosidade e é mais rápida em solos arenosos do que em solos argilosos mais duros e compactados (Davis, 1996). Uma ampla gama de animais participa dessa atividade, incluindo minhocas, cupins e, em particular, besouros.

Os excrementos dos elefantes proporcionam um bom exemplo do papel predominante dos besouros. Podem ser reconhecidos dois padrões principais de decomposição, relacionados às estações úmida e seca. Durante a época de chuvas, em poucos minutos de depósito de excrementos, a área fica cheia de besouros. Os besouros que se alimentam de excrementos enterram também grandes quantidades deste material junto com seus ovos, para fornecer alimento às larvas em desenvolvimento. Por exemplo, o grande besouro africano coprófago, *Heliocopris dilloni*, corta uma porção de excrementos frescos e a faz rolar, para enterrá-la a vários metros distantes da pilha original onde o material fora depositado. Cada besouro enterra uma grande quantidade de excrementos suficiente para vários ovos. Uma vez enterrados os excrementos, o besouro dá a forma de taça a uma pequena quantidade e a recobre com terra; um único ovo é depositado, e logo mais excrementos são adicionados, até produzir uma esfera quase inteiramente coberta por uma fina camada de solo. Uma pequena área na parte superior da bola, junto à localização do ovo, não fica coberta de terra, possivelmente para facilitar o intercâmbio gasoso. Após a eclosão, com um movimento de rotação, a larva se alimenta dentro da bola de excrementos, escavando um buraco e incidentalmente consumindo suas próprias fezes, bem como as do elefante (Figura 11.15). Quando todo alimento fornecido pelos seus progenitores é consumido, a larva cobre o interior da cavidade com uma pasta elaborada com suas próprias fezes e entra na fase de pupa.

Os besouros tropicais coprófagos da família Scarabeidae têm um comprimento que varia de poucos milímetros até os 6 cm de *Heliocopris*. Nem todos removem excrementos e os enterram a uma certa distância da pilha. Alguns escavam seus ninhos em profundidades variadas imediatamente abaixo da pilha de excrementos, e outros constituem suas câmaras dentro da própria pilha. Os besouros de outras famílias não formam câmaras, mas simplesmente depositam seus ovos nos excrementos, e suas larvas se alimentam e crescem dentro dessa massa até o pleno desenvolvimento, quando se afastam para passar à fase de pupa no solo. Os besouros associados a excrementos de elefante durante a estação úmida podem retirar 100% da pilha desse material. Qualquer resíduo de excrementos pode ser processado por outros detritívoros, como as moscas e os cupins, assim como por decompositores.

Os excrementos depositados na estação seca são colonizados por relativamente poucos besouros (os adultos emergem apenas durante as chuvas). Observa-se alguma atividade microbiana, que, no entanto, diminui com rapidez à medida que as fezes secam. O reumedecimento durante as chuvas estimula novamente a atividade microbiana, mas os besouros não exploram excrementos velhos. De fato, uma pilha de excre-

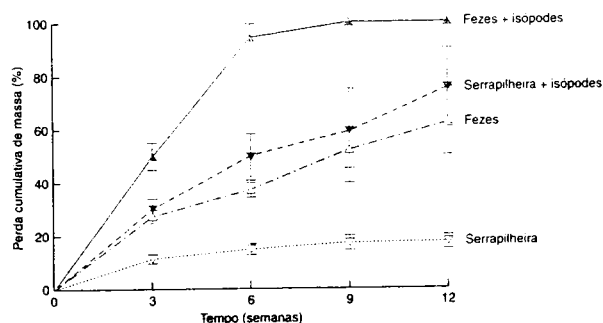
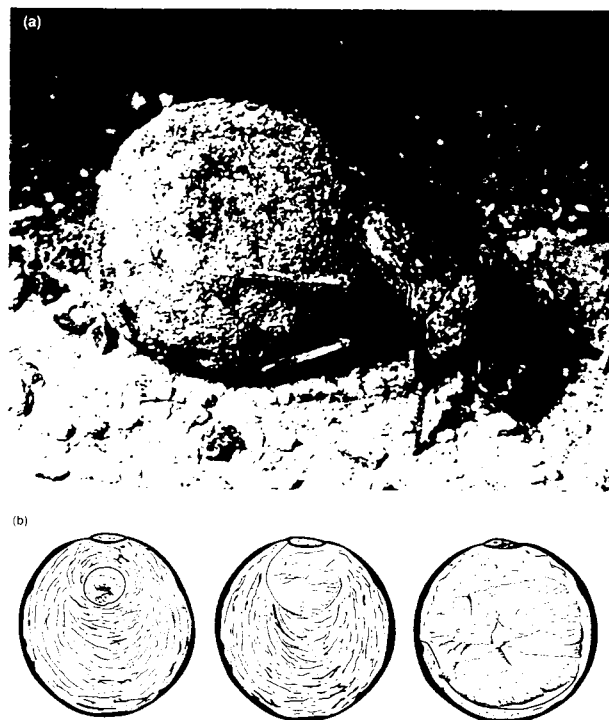



FIGURA 11.15 (a) Um besouro africano coprófago arrastando uma bola de excrementos (cortesia de Heather Angel). (b) A larva do besouro *Heliocopris* escava um buraco à medida que se alimenta dentro da bola de excrementos (segundo Kingston e Coe, 1977).

mentos depositados na estação seca pode persistir por mais de dois anos, em comparação com aquelas formadas durante as chuvas, que permanecem por 24 horas ou menos.

O estrume bovino tem causado um problema extraordinário e economicamente muito importante na Austrália. Durante os últimos dois séculos, a população de vacas aumentou de exatamente sete indivíduos (trazidos pelos primeiros colonizadores em 1788) para cerca de 30 milhões. Esses bovinos produzem diariamente uma grande quantidade de estrume, cobrindo seis milhões de acres por ano. O depósito de estrume bovino por si só não representa um problema no mundo, onde esses animais existem há milhões de anos e têm uma fauna associada que explora os recursos fecais. Entretanto, os maiores herbívoros da Austrália, até a colonização européia, eram marsupiais, como os cangurus. Os detritívoros nativos, que se nutrem de pelotas secas e fibrosas daqueles herbívoros, não podem dar conta do estrume bovino depositado sobre a pastagem, cuja perda tem imposto um enorme ônus econômico à agricultura australiana. Por essa razão, foi decidido, em 1963, introduzir na Austrália besouros de origem africana, capazes de consumir estrume bovino, nos locais mais importantes e sob as condições prevalecentes onde esses animais são criados (Waterhouse, 1974); mais de 20 espécies foram introduzidas (Doube *et al.*, 1991).

Além desse problema, a Austrália é infestada pela mosca nativa (*Musa vetustissima*) e pela mosca-do-búfalo (*Haematobia irritans exigua*), que ovopositam sobre o estrume. As larvas não conseguem sobreviver no estrume que foi enterrado por besouros, cuja presença tem-se mostrado efetiva na redução da abundância das moscas (Tyndale-Biscoe e Vogtr, 1996). A redução é bem-sucedida se o estrume for enterrado com até cerca de seis dias de produção, que é o tempo para a eclosão dos ovos da mosca (depositam sobre o estrume fresco) e seu desenvolvimento ao estágio de pupa. Edwards e Aschenborn (1987) examinaram, no sul da África, a nidificação de 12 espécies de besouros do estrume pertencentes ao gênero *Onitis*. Eles concluíram que *O. uncinatus* era a principal candidata a ser introduzida na Austrália para controlar a mosca, uma vez que quantidades substanciais de estrume foram enterradas na primeira noite após sua colonização. A espécie menos apropriada, *O. viridulus*, utilizou vários dias construindo um túnel e só começou a enterrar o estrume após 6 a 9 dias.

11.3.5 Consumo de carniça

Ao considerar a decomposição de corpos mortos, é oportuno distinguir três categorias de organismos que atacam carcaças. Antes de tudo, os decompositores e os detritívoros invertebrados têm papéis a desempenhar. Por exemplo, os besouros tenebrionídeos *Argoporis apicalis* e *Cryptadius tarsalis* são especialmente abundantes em ilhas do Golfo da Califórnia, onde grandes colônias de aves marinhas nidificam; nesses locais, os besouros se alimentam de carcaças de aves, bem como de restos de peixes associados às colônias de aves (Sanchez-Pinero e Polis, 2000). No caso do consumo de carniça, todavia, os vertebrados são muitas vezes também de importância considerável. Muitas carcaças de tamanho suficiente para uma única refeição de um ou poucos desses detritívoros consumidores de carniça serão removidas completamente logo após a morte, restando nada para bactérias, fungos ou invertebrados. Esse papel é desempenhado, por exemplo, por raposas árticas e gaivotas-rapineiras em regiões polares, por corvos, glutões e texugos em áreas temperadas e por uma ampla variedade de aves e mamíferos nos trópicos, incluindo papagaios, chacais e hienas.

A composição química da dieta dos consumidores de carniça é completamente distinta da de outros detritívoros, o que se reflete no seu complemento de enzimas. A atividade de carboidratases é fraca ou nula, mas a atividade de proteases e lipases é intensa. Os detritívoros consumidores de carniça possuem basicamente a mesma maquinaria enzimática dos carnívoros, refletindo a identidade química do seu alimento. Na realidade, muitas espécies de carnívoros (como os leões, *Panthera leo*) são também consumidores de carniça oportunistas (DeVault e Rhodes, 2002), e os clássicos consumidores de carniça (como as hienas, *Crocuta crocuta*) às vezes agem como carnívoros.

As raposas árticas (*Alopex lagopus*) ilustram como a dieta dos consumidores de carniça facultativos pode variar com a disponibilidade de alimentos. Os lemingues (*Dicrostonyx* e *Lemmus* spp.) são as presas vivas das raposas em grande parte da sua área de vida e durante muito tempo (Elmhagen *et al.*, 2000). Entretanto, as populações de lemingues passam por dramáticos ciclos (ver Capítulo 14), forçando as raposas a buscar alimentos alternativos, como aves migratórias e seus ovos (Samelius e Alisauskas, 2000). No inverno, os alimentos marinhos se tornam disponíveis quando as raposas podem deslocar-se para o mar gelado e consumir carcaças de focas mortas por ursos polares. Roth (2002) investigou até que ponto as raposas passaram a consumir carniça no inverno, mediante a comparação das razões dos isótopos de carbono (^{13}C:^{12}C) de alimento suspeito (os organismos marinhos caracteristicamente apresentam razões mais altas do que os terrícolas) e do pêlo de raposa (uma vez que as assinaturas dos isótopos de carbono de tecidos do predador refletem as razões da presa consumida). A Figura 11.16 mostra que, em três dos quatro anos de estudo, a assinatura do isótopo de amostras de pêlo de raposa aumentou muito no inverno – resultado esperado, pois a carniça de focas era o principal componente da dieta. No inverno de 1994, entretanto, não foi observada uma clara mudança e é importante destacar que a densidade de lemingues foi elevada nesse período. Parece que as baleias passaram a consumir carniça de foca quando a formação de gelo marinho permitiu, mas apenas se as presas alternativas não estivessem disponíveis.

Os papéis relativos desempenhados por decompositores, invertebrados e vertebrados são influenciados por fatores que afetam a velocidade com que as carcaças são descobertas por consumidores, em relação à taxa com que elas desaparecem devido às atividades microbianas e de

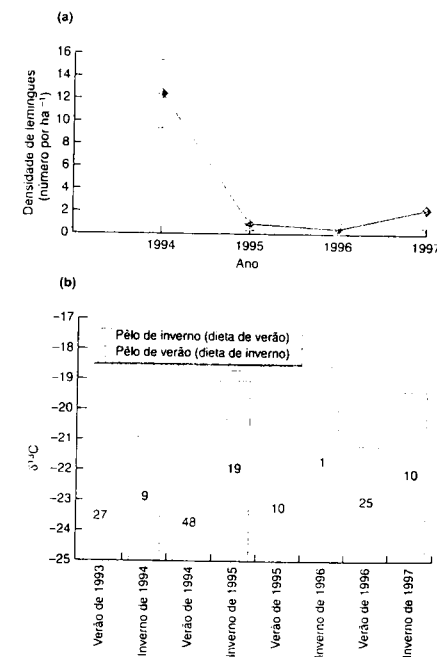



FIGURA 11.16 (a) Mudanças anuais da densidade de lemingues no verão, próximo ao Cape Churchill, Manitoba, Canadá, e (b) razões dos isótopos de carbono (média ± erro-padrão) de pêlo de raposa, no inverno (refletindo a dieta de verão) e no verão (refletindo a dieta de inverno). Os números nas barras indicam os tamanhos das amostras (segundo Roth, 2002).

invertebrados. Isso é ilustrado para as carcaças de pequenos roedores, cujo desaparecimento/decomposição foi monitorado na zona rural de Oxfordshire nos períodos de verão-outono e de verão-primavera (Figura 11.17). Existem dois pontos a serem ressaltados. Primeiro, a taxa de eliminação das carcaças foi mais rápida durante o verão e o outono, refletindo uma maior atividade dos consumidores de carniça durante esse período (presumivelmente por causa de densidades populacionais mais elevadas dos consumidores e/ou taxas de consumo mais elevadas – estes fatores não foram monitorados no estudo). Em segundo lugar, uma porcentagem maior de corpos dos roedores foi eliminada no período de inverno-primavera, embora por um tempo mais longo. No período de maior lentidão da decomposição microbiana, todas as carcaças persistiram pelo tempo suficiente para serem encontradas pelos seus consumidores. Durante o verão e o outono, a decomposição foi muito mais rápida, e toda carcaça não-descoberta em 7 ou 8 dias era decomposta e eliminada por bactérias, fungos e detritívoros invertebrados.

Certos componentes dos corpos animais são especialmente resistentes ao ataque e demoram mais para desaparecerem. Entretanto, algumas espécies de consumidores possuem as enzimas necessárias para decompô-los. Por exemplo, as larvas de espécies da mosca-varejeira (*Lucilia*) produzem uma colagenase que pode digerir o colágeno e a elastina presentes nos tendões e nos ossos mais fracos. A queratina, principal componente de pêlos e penas, constitui a base da dieta de espécies características dos últimos estágios da decomposição da carniça, em particular de mariposas do grupo dos tineídeos e besouros do grupo dos dermestídeos. O intestino médio desses insetos secreta agentes muito redutores que rompem as resistentes ligações de união das cadeias peptídicas da queratina. Algumas enzimas hidrolíticas se encarregam, então, dos resíduos. Os fungos da família Onygenaceae são consumidores

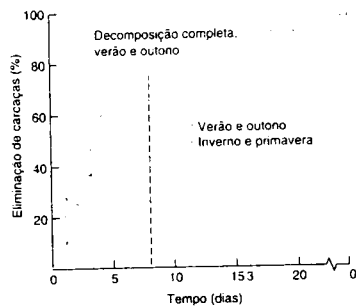



FIGURA 11.17 Taxa de eliminação de cadáveres de pequenos mamíferos na zona rural de Oxfordshire (Reino Unido), em dois períodos: verão-outono e inverno-primavera (segundo Putman, 1983).

especializados em chifres e penas. Os cadáveres dos grandes animais são os que geralmente fornecem a mais ampla variedade de recursos e, assim, atraem a maior diversidade de consumidores de carniça (Doube, 1987). A comunidade consumidora de carniça associada a lesmas e caracóis mortos, ao contrário, consiste em um número relativamente pequeno de moscas das famílias Sarcophagidae e Calliphoridae (Kneidel, 1984).

Um grupo de invertebrados consumidores de carniça merece especial atenção – os besouros enterradores (*Nicrophorus* spp.) (Scott, 1998). Essas espécies vivem exclusivamente sobre carniça, onde cumprem sua extraordinária história de vida. Os *Nicrophorus* adultos, usando seus quimiorreceptores sensíveis, chegam até a carcaça de um pequeno mamífero ou ave dentro de uma ou duas horas após sua morte. O besouro pode dilacerar a carne do cadáver e comê-la ou, se a decomposição for suficientemente avançada, consome as larvas da mosca-varejeira. No entanto, se o besouro encontra um cadáver completamente fresco, ele o enterra no mesmo local do encontro ou pode arrastar o corpo (com peso muitas vezes superior ao seu) por vários metros, antes de começar a escavar. Ele trabalha por baixo do cadáver, escavando cuidadosamente e enterrando pouco a pouco o pequeno mamífero, até que este fique completamente sob o solo (Figura 11.18). As diferentes espécies de *Nicrophorus* variam quanto ao tamanho corporal (e, por conseguinte, o tamanho do cadáver utilizado), ao período reprodutivo (e, assim, a estação de atividade), ao período diário de atividade (algumas são diurnas, outras crepusculares e algumas noturnas) e ao hábitat utilizado (floresta de coníferas, floresta de latifoliadas, campo, banhado ou generalistas) (Scott, 1998). Algumas espécies, como *N. vespilloides*, apenas cobrem o cadáver, e outras, incluindo *N. germanicus*, podem enterrá-lo até 20 cm de profundidade. Durante a escavação, é provável o aparecimento de outros besouros enterradores. Os indivíduos competidores da mesma espécie ou de outras espécies são vigorosamente repelidos, o que às vezes provoca a morte de um dos combatentes. Por outro lado, um possível par é aceito e, então, o macho e a fêmea trabalham em conjunto.

O corpo enterrado é muito menos suscetível ao ataque por outros invertebrados do que se permanecesse sobre a superfície do solo. Em certas circunstâncias, é proporcionada uma proteção adicional pela relação mutualística entre os besouros e uma espécie de ácaro, *Poecilochirus necrophori*. Nessa relação, o ácaro infesta os besouros e, assim, é transportado para uma fonte de carniça adequada. Quando a carcaça é enterrada, o besouro elimina sistematicamente os pêlos, e isto a livra de virtuais ovos de mosca-varejeira. Entretanto, se a carcaça é enterrada apenas superficialmente, as moscas ovopositam mais, e as suas larvas competirão com as larvas do besouro. É neste momento que a presença de ácaros tem um efeito benéfico. Os ácaros penetram e consomem os ovos das moscas, o que mantém a carcaça livre dos competidores do besouro e melhora acentuadamente o sucesso reprodutor deste (Wilson, 1986). Os progenitores, ou às vezes apenas as fêmeas,

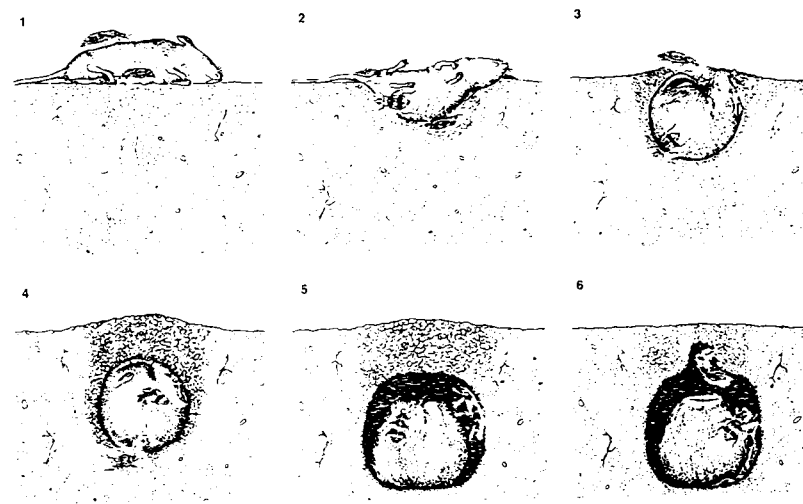



FIGURA 11.18 Enterro de um rato por um par de besouros do gênero *Nicrophorus* (segundo Milne e Milne, 1976).

permanecem na câmara para cuidar das larvas. Uma depressão cônica é preparada na parte superior da bola de alimento, na qual são regurgitadas gotinhas de alimento parcialmente digeridas. As larvas mais desenvolvidas são capazes de se auto-alimentar, mas somente se sua descendência estiver pronta para iniciar o estágio de pupa, quando os adultos abrem caminho através do solo e se afastam voando.

Conforme já mencionado, nos ambientes de água doce, a carniça não apresenta uma fauna especializada. No entanto, são encontrados especialistas consumidores de carniça no fundo marinho, nas partes muito profundas dos oceanos. À medida que os detritos submergem através da água profunda, excetuando as partículas maiores, toda a matéria orgânica é decomposta antes de chegar ao fundo. Por outro lado, ocasionalmente, o corpo de um peixe, de um mamífero ou de um invertebrado grande se deposita no fundo do mar. Embora com densidades baixas, lá existe uma diversidade significativa de consumidores de carniça, dotados de várias características ajustadas a um tipo de vida em que os alimentos são bem-distribuídos no espaço e no tempo. Dahl (1979), por exemplo, descreveu vários gêneros de crustáceos gamarídeos das profundezas marinhas que, diferentemente dos seus parentes das águas menos profundas e das águas doces, possuem densos feixes de pêlos quimiossensoriais expostos, para localizar o alimento, e mandíbulas afiadas, que podem dilacerar grandes pedaços de carniça. Esses animais também têm a capacidade de engolir quantidades de alimento muito além do que é normal para os anfípodes. Assim, *Paralicella* possui uma parede corporal mole, que pode ser estendida quando da ingestão de um alimento grande, de modo a se tornar duas ou três vezes maior do que seu tamanho normal; o intestino médio de *Hirondella* se expande para encher quase toda a cavidade abdominal, onde pode ser armazenado o alimento.

11.4 Conclusão

As comunidades de decompositores, em sua composição e atividade, são tão ou mais diversas do que qualquer uma das comunidades mais comumente estudadas pelos ecólogos. Fazer generalizações sobre elas é extremamente difícil, pois a gama de condições experimentadas em suas vidas é muito variada. Como em todas as comunidades naturais, os habitantes não só têm demandas especializadas de recursos e condições, mas também suas atividades alteram os recursos e as condições disponíveis para outros. A maioria desses acontecimentos é ocultada da vista do observador, nas fendas e reentrâncias do solo e da serrapilheira, bem como nas profundezas dos corpos de água.

A despeito dessas dificuldades, podem ser estabelecidas algumas generalizações:

1. Os decompositores e detritívoros tendem a ter níveis de atividade baixos quando as temperaturas são baixas, a

aeração é pobre, a água é escassa no solo e as condições são ácidas.

2. A estrutura e a porosidade do ambiente (solo ou serrapilheira) são de importância decisiva, não só porque afetam os fatores mencionados no ponto 1, mas também porque muitos dos organismos responsáveis pela decomposição precisam nadar, arrastar-se, crescer ou abrir caminho no meio em que seus recursos estão dispersos.
3. As atividades dos decompositores e dos detritívoros são intimamente relacionadas e em alguns casos podem ser sinérgicas. Por essa razão, é muito difícil revelar sua importância relativa no processo de decomposição.
4. Muitos dos decompositores e detritívoros são especialistas, e a decomposição de matéria orgânica morta resulta das atividades combinadas de organismos com estruturas, formas e hábitos alimentares muito diferentes.
5. A substâncias orgânicas podem exibir ciclagem repetida através de uma sucessão de micro-hábitats, dentro e fora dos intestinos e das fezes de organismos diferentes, à medida que são degradadas desde estruturas altamente organizadas até seu destino final como dióxido de carbono e nutrientes minerais.
6. A atividade dos decompositores libera os recursos minerais, como o fósforo e o nitrogênio, que estão fixados na matéria orgânica morta. A velocidade da decomposição determinará a taxa com que são liberados tais recursos para as plantas em crescimento (ou se tornam livres para difundir-se e, assim, serem perdidos no ecossistema). Esse tópico será estudado no Capítulo 18.
7. Muitos recursos mortos são distribuídos irregularmente no espaço e no tempo. No processo de colonização, opera um elemento de acaso; o primeiro a chegar dispõe de um recurso rico para explorar, mas a espécie melhor sucedida pode variar de uma pilha de excrementos para outra, e de um cadáver para outro. A dinâmica da competição entre exploradores desse mosaico de recursos necessita de modelos matemáticos específicos (ver Capítulo 8). Uma vez que o detrito com freqüência é uma "ilha" em um mar de hábitats completamente distintos, seu estudo é conceitualmente semelhante ao discutido no Capítulo 21 no tópico da biogeografia de ilhas (ver Seção 21.5).
8. Por fim, talvez seja instrutivo não enfatizar o êxito com que os decompositores e os detritívoros exploram seus recursos. Afinal de contas, foi a incapacidade dos organismos para decompor a madeira que tornou possível a existência de florestas! Os depósitos de turfa, de carvão e de petróleo são outros testemunhos dessas deficiências de decomposição.

Resumo

Distinguimos dois grupos de organismos que utilizam matéria orgânica morta (saprótrofos): decompositores (bactérias e fungos) e detritívoros (animais consumidores de matéria morta). Estes não controlam a taxa com quem seus recursos são disponibilizados ou regenerados; eles dependem da taxa com que uma outra força (senescência, doença, queda das folhas) libere o recurso do qual eles vivem. Eles são doadores controlados. Todavia, é possível observar um efeito "mutualista" indireto, por meio da liberação de nutrientes da serrapilheira em decomposição, que pode afetar a taxa com que as árvores produzem mais serrapilheira.

A *imobilização* ocorre quando um nutriente inorgânico é incorporado em uma forma orgânica – em especial durante o crescimento de plantas verdes. De modo contrário, a decomposição envolve a liberação de energia e a *mineralização* de nutrientes químicos – uma conversão de elementos de uma forma orgânica para uma inorgânica. A decomposição é definida como a desintegração gradual de matéria orgânica morta e é efetuada por agentes físicos e químicos. Ela culmina freqüentemente após uma sucessão mais ou menos previsível de decompositores colonizadores, com moléculas complexas ricas em energia sendo decompostas em dióxido de carbono, água e nutrientes inorgânicos.

Muitos decompositores microbianos são bem especializados, como os minúsculos consumidores de bactérias e fungos (microbívoros), mas os detritívoros com freqüência são generalistas. Quanto maior o detritívoro, menor a sua capacidade de distinguir entre micróbios como alimentos e o detrito sobre o qual estes estão crescendo. Discutimos os papéis relativos de decompositores e detritívoros na decomposição em ambientes terrestres, de água doce e marinhos.

A taxa com que a matéria orgânica morta se decompõe é muito dependente da sua composição bioquímica e da disponibilidade de nutrientes minerais no ambiente. Os dois principais componentes de folhas e madeira mortas são a celulose e a lignina. Estas são responsáveis por consideráveis problemas digestivos de animais consumidores, muitos dos quais são incapazes de produzir a maquinaria enzimática para decompô-las. A maioria dos detritívoros depende de organismos microbianos para digerir celulose, em uma variedade de associações progressivamente íntimas. Os detritívoros lidam mais facilmente com frutos mortos.

As fezes e a carniça são recursos orgânicos mortos abundantes em todos os ambientes e, mais uma vez, os organismos microbianos e detritívoros desempenham papéis importantes. Muitos detritívoros se alimentam de fezes, e os excrementos de herbívoros (mas não de carnívoros) sustentam sua própria fauna característica. De maneira análoga, muitos carnívoros são consumidores oportunistas de carniça, mas existe também uma fauna especializada no consumo de carniça.

Em sua composição e atividades, as comunidades de decompositores são tão ou mais diversas do que qualquer uma das comunidades mais comumente estudadas pelos ecólogos.

Capítulo 12
Parasitismo e Doença

12.1 Introdução: parasitos, patógenos, infecção e doença

No Capítulo 9, definimos um parasito como um organismo que obtém seus nutrientes de um ou de muito poucos indivíduos hospedeiros, normalmente provocando dano, mas sem causar morte imediata. Neste capítulo, abordaremos esse tema com algumas outras definições, uma vez que há muitos termos freqüentemente mal-empregados, o que é importante evitar.

Quando os parasitos colonizam um hospedeiro, diz-se que este abriga uma *infecção*. Somente se a infecção ocasiona sintomas claramente prejudiciais ao hospedeiro pode-se dizer que este tem uma *doença*. Para muitos parasitos, existe a suposição de que o hospedeiro possa sofrer algum dano, mas, como ainda não foi identificado qualquer sintoma específico, não há doença. *Patógeno* é o termo que pode ser aplicado a qualquer parasito que provoca uma doença (ou seja, ele é "patogênico"). Desse modo, sarampo e tuberculose são doenças infecciosas (combinações de sintomas resultantes de infecções). O sarampo é o resultado de uma infecção viral; a tuberculose é o resultado de uma infecção bacteriana (*Mycobacterium tuberculosis*). O vírus do sarampo e *M. tuberculosis* são patógenos.

Os parasitos constituem um grupo importante de organismos. Milhões de pessoas morrem anualmente por causa de diferentes tipos de infecção, e muitos outros milhões ficam debilitadas ou deformadas (atualmente, 250 milhões de casos de elefantíase, mais de 200 milhões de casos de esquistossomíase, e a lista vai adiante). Se forem acrescentados os efeitos dos parasitos sobre os animais domésticos e os cultivos, o custo em termos de sofrimento humano e perdas econômicas torna-se imenso. Evidentemente, os seres humanos facilitam a ação dos parasitos ao viverem em populações densas e agregadas e ao imporem o mesmo comportamento aos animais domesticados e às plantas cultivadas. Uma das questões-chave que abordaremos neste capítulo é: "até que ponto as populações animais e vegetais são *em geral* afetadas por parasitismo e doença"?

Os parasitos são numericamente importantes. Em um ambiente natural, é raro um organismo que *não* abrigue várias espécies de parasitos. Além disso, muitos parasitos e patógenos exibem uma especificidade de hospedeiro ou, ao menos, têm uma gama limitada de hospedeiros. Portanto, inevitavelmente, conclui-se que mais de 50% das espécies e muito mais de 50% dos indivíduos sobre a superfície terrestre são parasitos.

12.2 A diversidade de parasitos

A linguagem e os termos especializados usados pelos fitopatologistas e pelos zoopatologistas são, com freqüência, muito diferentes. Existem também diferenças importantes nos modos como os animais e as plantas servem de hábitat para parasitos e como eles respondem à infecção. Porém, para os ecólogos, as diferenças são menos significativas do que as semelhanças e, por esse motivo, os dois temas serão estudados juntos. No entanto, uma distinção adequada é aquela entre microparasitos e macroparasitos (Figura 12.1) (May e Anderson, 1979).

microparasitos e macroparasitos

Os *microparasitos* são pequenos, com freqüência, intracelulares e se multiplicam diretamente dentro do seu hospedeiro, onde muitas vezes são extremamente numerosos. Portanto, em geral é difícil e inapropriado estimar o número de microparasitos em um hospedeiro. O número de hospedeiros infectados, em vez do número de parasitos, é o parâmetro comumente estudado. O estudo de uma epidemia de sarampo, por exemplo, envolverá a contagem do número de casos da doença, e não o número de partículas do vírus patogênico.

Os *macroparasitos* têm uma biologia completamente distinta: eles crescem, mas não se multiplicam no interior do hospedeiro, e depois produzem estágios infecciosos especializados (os microparasitos não agem desta maneira), que são liberados para infectar novos hospedeiros. Os macroparasitos dos animais vivem principalmente sobre o corpo ou em cavidades do corpo (p. ex., no intestino) e não dentro de células do hospedeiro. Nos vegetais, eles são normalmente intercelulares. Em geral, é possível contar ou, ao menos, estimar o número de macroparasitos dentro ou sobre um hospedeiro (p.

ex., os vermes no intestino ou as lesões sobre uma folha). O epidemiologista pode estudar tanto o número de parasitos quando o número de hospedeiros infectados.

ciclos de vida direto e indireto: vetores

Além da distinção entre microparasitos e macroparasitos, os parasitos podem ser subdivididos naqueles transmitidos diretamente de hospedeiro para hospedeiro e nos que necessitam de um vetor ou hospedeiro intermediário para a transmissão e, por isso, possuem um ciclo de vida indireto. O termo "vetor" refere-se a um animal que transporta um parasito de um hospedeiro para outro. Alguns vetores são apenas transportadores, mas muitos são também hospedeiros intermediários, no interior dos quais o parasito cresce e/ou se multiplica. Na verdade, os parasitos com ciclos de vida indiretos podem ir além da simples distinção entre microparasitos e macroparasitos. Os parasitos da esquistossomíase passam parte do seu ciclo de vida dentro de um molusco e parte no interior de um vertebrado (em alguns casos, o homem). No molusco, o parasito se multiplica e, assim, se comporta como um microparasito; no vertebrado infectado, o parasito cresce e produz ovos, mas não se multiplica, comportando-se, desse modo, como um macroparasito.

(a)

(b)

(d)

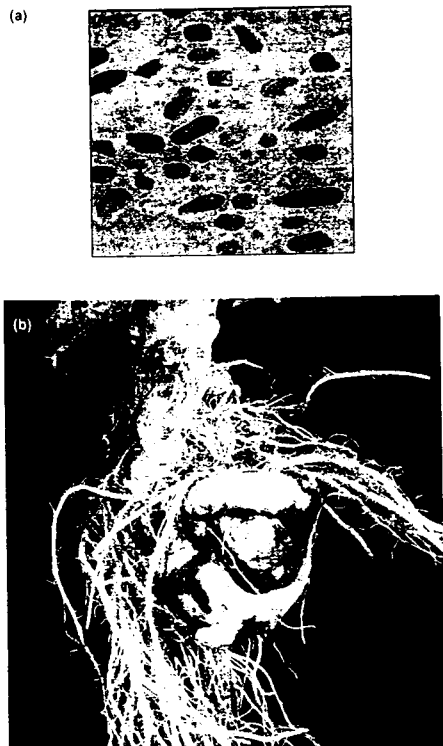



FIGURA 12.1 Microparasitos e macroparasitos de vegetais e animais. (a) Um microparasito de animal: partículas do granulovírus *Plodia interpunctella* (cada um dentro do seu envoltório protéico) no interior de uma célula do seu inseto hospedeiro. (b) Um microparasito de vegetal: "doença da raiz deformada" de crucíferas, causada pela multiplicação de *Plasmodiophora brassicae*. (c) Um macroparasito de animal: tênia. (d) Um macroparasito de vegetal: lesões pelo míldio pulverulento (*powdery mildew*). Imagens reproduzidas com permissão de (a) Dr. Caroline Griffiths; (b) Holt Studios/ Nigel Cattlin; (c) Andrew Syred/ Science Photo Library; e (d) Geoff Kidd/Science Photo Library.

12.2.1 Microparasitos

É provável que os microparasitos mais óbvios sejam as bactérias e os vírus que infectam os animais (como o vírus do sarampo e a bactéria do tifo) e as plantas (p. ex., os vírus do mosaico amarelo da beterraba e do tomate, e a doença bacteriana denominada galha da coroa). Outro grupo importante de microparasitos que afetam os animais é o dos protozoários (p. ex., os tripanossomos que causam a doença do sono e as espécies de *Plasmodium* causadoras da malária). Em hospedeiros vegetais, alguns dos fungos mais simples se comportam como microparasitos.

A transmissão de um microparasito de um hospedeiro para outro, em alguns casos, pode ser quase instantânea, como em doenças venéreas, além dos agentes infecciosos de vida curta transportados pelas gotículas de água da tosse e do espirro (gripe, sarampo, etc.). Em outras espécies, o parasito pode passar por um longo período de dormência, "esperando" por seu novo hospedeiro. Este é o caso da ingestão de alimento ou água contaminados com o protozoário *Entamoeba histolytica*, que causa a disenteria amebiana, e do parasito vegetal *Plasmodiophora brassicae*, que causa a "doença da raiz deformada" de crucíferas.

De modo alternativo, um microparasito pode depender de um vetor para a sua dispersão. Os dois grupos economicamente mais importantes de protozoários transmitidos por um vetor e que parasitam animais são os tripanossomos, transmitidos por diferentes vetores, incluindo as moscas tsetsé (*Glossina* spp.), causadoras da doença do sono em humanos, e a nagana, em animais domésticos (e selvagens); e as diferentes espécies de *Plasmodium*, transmitidas pelo mosquito anófele e causadoras da malária. Em ambos os casos, os insetos atuam como hospedeiros intermediários, ou seja, o parasito se multiplica no seu interior.

Muitas viroses vegetais são transmitidas por afídeos (pulgões). Em algumas espécies "não-persistentes" (p. ex., o vírus do mosaico da couve-flor), o vírus é viável no vetor em cerca de apenas uma hora e com freqüência só é transportado sobre as peças bucais do afídeo. Em outras espécies "circulantes" (p. ex., o vírus da necrose amarela da alface), o vírus passa do intestino do afídeo para seu sistema circulatório e de lá para suas glândulas salivares. Aqui, há um período latente antes que o vetor se torne infeccioso, mas depois permanece neste estado por um período longo. Finalmente, existem os vírus "propagativos" (p. ex., o vírus do enrolamento da folha da batata), que se multiplicam dentro do afídeo. Os vermes nematódeos também são vetores comuns de viroses vegetais.

12.2.2 Macroparasitos

Os vermes helmínticos parasíticos são os principais macroparasitos dos animais. Todos os nematódeos de humanos são transmitidos diretamente e, entre os parasitos intestinais, talvez sejam os mais importantes, tanto no número de pessoas infectadas quanto no seu potencial de causar danos à saúde. Existem, também, muitos tipos de macroparasitos animais importantes do ponto de vista médico que apresentam ciclos de vida indiretos. As tênias, por exemplo, são parasitos intestinais no estágio adulto que absorvem nutrientes do hospedeiro diretamente através de sua parede corporal e proliferam ovos que são evacuados nas fezes do hospedeiro. Os estágios larvais prosseguem em um ou dois hospedeiros intermediários, antes que o hospedeiro definitivo (nesses casos, o homem) seja reinfectado. Os esquistossomos, como vimos, infectam alternadamente moluscos e vertebrados. A esquistossomíase humana afeta a parede intestinal, onde os ovos ficam alojados, e também afeta os vasos sangüíneos do fígado e dos pulmões, se os ovos ficarem igualmente retidos neles. Os nematódeos da filaríase são parasitos humanos de vida longa, que necessitam de um período de desenvolvimento larval no interior de um inseto sugador de sangue. *Wucheria bancrofti* causa a filaríase de Bancroft pela acumulação de adultos no sistema linfático (o que conduz tradicionalmente, mas apenas em raros casos à elefantíase). As larvas (microfilárias) são liberadas no sangue e ingeridas por mosquitos, que também as transmitem de volta ao hospedeiro mais desenvolvidas e infecciosas. Um outro nematódeo da filaríase, *Onchocerca volvulus*, que provoca a "cegueira dos rios", é transmitido por borrachudos adultos (cujas larvas vivem em rios – por isso o nome da doença). Neste caso, todavia, são as microfilárias que causam o dano mais grave, quando são liberadas no tecido cutâneo e chegam até os olhos.

Além desses, existem piolhos, pulgas, carrapatos, ácaros e alguns fungos que atacam animais. Os piolhos passam todos os estágios do seu ciclo de vida sobre seu hospedeiro (um mamífero ou uma ave), e a transmissão geralmente ocorre por contato físico direto entre hospedeiros individuais, muitas vezes entre a mãe e a prole. As pulgas, ao contrário, ovopositam e passam seus estágios larvais na "casa" (em geral o ninho) do seu hospedeiro (novamente, um mamífero ou uma ave). O adulto emergente se fixa, após, a um novo hospedeiro, com freqüência saltando e percorrendo distâncias consideráveis.

Os macroparasitos de plantas incluem os fungos superiores causadores dos mofos e das ferrugens, os insetos formadores de galhas e os minadores, bem como algumas plantas floríferas que parasitam outras plantas.

A transmissão direta é comum entre os fungos macroparasitos de plantas. Por exemplo, no desenvolvimento do míldio em uma lavoura de trigo, a infecção implica o contato entre um esporo (geralmente dispersado pelo vento) e uma superfície foliar. Em seguida, ocorre a penetração do fungo nas células do hospedeiro ou nos seus espaços intercelulares, onde começa a crescer, tornando-se, por fim, aparente, como uma lesão do tecido alterado do hospedeiro. Essa fase de invasão e colonização antecede um estágio infeccioso, em que a lesão amadurece e começa a produzir esporos.

A transmissão indireta de macroparasitos de plantas, via um hospedeiro intermediário, é comum entre os fungos da ferrugem. No carvão-do-caule, por exemplo, a infecção é transmitida de uma gramínea anual hospedeira (em especial os cereais cultivados, como o trigo) para a uva-espim (*barberry*; *Berberis vulgaris*) e desta novamente para o trigo. As infecções no cereal são policíclicas, ou seja, em uma estação os esporos

podem infectar e formar lesões que liberam esporos, os quais, por sua vez, infectam outros cereais. Essa fase de intensa multiplicação do parasito é responsável pelos surtos epidêmicos da doença. Por outro lado, *B. vulgaris* é um arbusto perene, e a ferrugem persiste no seu interior. Portanto, essas plantas infectadas podem servir como focos persistentes para a dispersão da ferrugem em lavouras de cereais.

Em algumas famílias vegetais, existem espécies que se especializam como parasitos de outras plantas floríferas. Nesse grupo, distinguem-se dois tipos bem diferentes. Os *holoparasitos*, como a cuscuta (*Cuscuta* spp.), carecem de clorofila e dependem totalmente da planta hospedeira para o seu suprimento de água, de nutrientes e de carbono fixado. Por outro lado, os *hemiparasitos*, como as ervas-de-passarinho (*Phoradendron* spp.), realizam a fotossíntese, mas não possuem raízes ou estas são pouco desenvolvidas. Eles se conectam com as raízes ou os caules de outras espécies e retiram do hospedeiro toda ou a maior parte da água e dos nutrientes minerais de que necessitam.

12.2.3 Parasitismo de prole e parasitismo social

À primeira vista, uma seção sobre cucos, neste capítulo, pareceria fora de propósito. Em geral, um hospedeiro e seu parasito provêm de grupos sistemáticos muito distantes (mamíferos e bactérias, peixes e tênias, plantas e vírus). O *parasitismo de prole*, ao contrário, ocorre entre espécies intimamente aparentadas e até entre membros da mesma espécie. Apesar disso, o fenômeno enquadra-se muito bem na definição de parasitismo (um parasito de prole "obtém seus nutrientes de um ou poucos hospedeiros, *normalmente* causando dano, mas não a morte imediata"). O parasitismo de prole é bem desenvolvido em insetos sociais (às vezes, é chamado de parasitismo social), em que os parasitos usam os operários de uma espécie, em geral aparentada, para criar sua própria progênie (Choudhary *et al.*, 1994). Esse fenômeno é melhor conhecido entre as aves.

As aves parasitos de prole põem seus ovos nos ninhos de outras aves (Figura 12.2), os quais são incubados e criados por estas. Em geral, elas reduzem o sucesso reprodutor do hospedeiro. O parasitismo de prole *intra-específico* parece ser muito comum entre os patos. Entretanto, a maior parte do parasitismo de prole é *interespecífica*. Cerca de 1% de todas as espécies de aves são parasitos de prole, incluindo aproximadamente 50% das espécies de cucos, dois gêneros de tentilhões, cinco espécies de molotros (*cowbirds*; *Molothrus* ssp.) e uma espécie de pato (Payne, 1977). Em geral, elas põem um único ovo no ninho do hospedeiro e podem ajustar o tamanho da ninhada deste eliminando um dos seus ovos. O parasito em desenvolvimento pode desalojar os ovos ou filhotes do hospedeiro e prejudicar alguns sobreviventes, monopolizando o cuidado paterno. Portanto, os parasitos de prole potencialmente exercem profundos efeitos sobre a dinâmica de populações da espécie hospedeira. Contudo, a freqüência de ninhos parasitados é normalmente muito baixa (inferior a 3%), e, nesse sentido, Lack (1963) concluiu que "o cuco é uma causa quase desprezível de perdas de ovos e filhotes na reprodução de aves na Inglaterra". Todavia, algum sinal da importância potencial de parasitos de prole se manifesta no fato de as pegas (*Pica pica*), em populações que coexistem com os grandes cucos manchados (*Clamator glandarius*), na Europa, investirem seu esforço reprodutivo na produção de quantidades bem maiores de ovos (no entanto, menores em tamanho) do que as que vivem livres de parasitismo de prole (Soles *et al.*, 2001). A suposição de que isso seja uma resposta evolutiva às perdas sofridas motivadas pelos cucos é sustentada pelo fato de as pegas que produzem maiores ninhadas

FIGURA 12.2 Um cuco no ninho. Reproduzida com permissão de FLPA/Martin B. Withers.

parasitadas terem maior probabilidade de criar com sucesso ao menos alguma parte de sua própria prole.

Entre os parasitos de prole, evoluíram relações polimórficas com o hospedeiro altamente específicas. Por exemplo, o cuco *Cuculus canorum* parasita muitas espécies de hospedeiros diferentes, mas existem distintas cepas dentro das espécies de cucos. As fêmeas de uma cepa escolhem apenas uma espécie hospedeira e põem os ovos que se ajustam completamente à cor e às marcas dos ovos do hospedeiro preferido. Assim, as fêmeas de cuco exibem uma nítida diferenciação entre as cepas quanto ao seu DNA mitocondrial, que é passado somente de fêmea para fêmea, mas não em *loci* "microssatélite" dentro do DNA nuclear, que contém material dos genitores paternos, os quais não restringem cruzamentos dentro da sua própria cepa (Gibbs *et al.*, 2000). Punnett (1933) sugeriu que isso é possível porque os genes controladores da moldagem dos ovos estão situados no cromossomo W, portado apenas por fêmeas. (Diferentemente dos mamíferos, nas aves, as fêmeas são o sexo heterogamético.) Isso foi demonstrado recentemente, embora no chapim-real, *Parus major*, que não é uma espécie de parasito de prole (Gosler *et al.*, 2000). As fêmeas produzem ovos que se assemelham aos de suas mães e avós maternas (de quem elas herdaram seu cromossomo W), mas não aos de suas avós paternas. Naturalmente, se as fêmeas de cucos produzem ovos parecidos com os da espécie com a qual elas foram criadas, é necessário também que elas ponham ovos, inevitavelmente ou ao menos preferencialmente, nos ninhos daquela espécie. É mais provável que isso seja o resultado da "impressão" inicial (ou seja, uma preferência aprendida) dentro do ninho (Teuschl *et al.*, 1998).

12.3 Hospedeiros como hábitats

A diferença essencial entre a ecologia de parasitos e a de organismos de vida livre é que os hábitats dos parasitos são vivos. Um hábitat vivo é capaz de crescer (em número e/ou tamanho); ele é potencialmente reativo, ou seja, pode responder *ativamente* à presença de um parasito mudando sua natureza, desenvolvendo reações imunológicas ao parasito, digerindo-o, isolando-o ou aprisionando-o; ele é capaz de evoluir; e, no caso de muitos parasitos animais, ele é móvel e possui padrões de movimento que afetam drasticamente a dispersão (transmissão) de um hospedeiro habitável para outro.

12.3.1 Parasitos biotróficos e parasitos necrotróficos

A resposta mais óbvia de um hospedeiro a um parasito é a sua morte. Na verdade, é possível estabelecer uma distinção entre os parasitos que matam e continuam a viver sobre o hospedeiro morto (*parasitos necrotróficos* ou *necroparasitos*) e aqueles para os quais o hospedeiro deve estar vivo (*parasitos biotróficos*).

Os parasitos necrotróficos mascaram a clara distinção entre parasitos, predadores e saprótrofos (ver Seção 11.3). Como a morte do hospedeiro freqüentemente é inevitável e às vezes bastante rápida, os parasitos necrotróficos são verdadeiramente predadores e, uma vez que o hospedeiro está morto, eles são saprótrofos. Porém, enquanto o hospedeiro estiver vivo, os necroparasitos partilham muitas características com outros tipos de parasito.

Para um parasito biotrófico, a morte do seu hospedeiro significa o final da sua vida ativa. Os parasitos, na sua maioria, são biotróficos. A mosca-varejeira de ovinos, *Lucilia cuprina*, entretanto, é um necroparasito sobre um hospedeiro animal. A mosca ovoposita sobre o hospedeiro vivo, e as larvas consomem sua carne e podem matá-lo. As larvas continuam a explorar a carcaça após a morte, mas agora elas são detritívoras, e não parasitos ou predadores. Entre os necroparasitos de plantas, encontram-se muitos que atacam o estágio vulnerável de plântula e causam o seu "apodrecimento". *Botrytis fabi* é um típico necroparasito fúngico de plantas. Ele se desenvolve nas folhas da fava, *Vicia faba*, e mata suas células, em geral antes de penetrar nelas. Sobre as folhas e as vagens se formam pontos e manchas de tecidos mortos. O fungo continua a se desenvolver como um decompositor, formando e dispersando esporos a partir do tecido morto, mas não enquanto o tecido hospedeiro estiver vivo.

Os necroparasitos, em sua maioria, podem, portanto, ser considerados saprótrofos pioneiros. Esses organismos têm vantagem sobre seus competidores porque podem matar o hospedeiro (ou partes dele) e, desta maneira, ser os primeiros a ter acesso aos recursos do corpo morto. A resposta do hospedeiro aos necroparasitos nunca é muito sofisticada. Entre os hospedeiros vegetais, a resposta mais comum é o desprendimento das folhas infectadas ou a formação de barreiras especializadas que isolam a infecção. As batatas, por exemplo, formam crostas subserosas sobre a superfície do tubérculo, que isolam as infecções provocadas por *Actinomyces scabies*.

12.3.2 Especificidade ao hospedeiro: gamas de hospedeiros e zoonoses

Nos capítulos sobre as interações entre predadores e sua presa, vimos que freqüentemente existe um alto grau de especialização de uma espécie de predador em uma espécie de presa (monofagia). A especialização de parasitos em uma ou pouquíssimas espécies hospedeiras é ainda mais surpreendente. Para qualquer espécie de parasito (seja uma tênia, um vírus, um protozoário ou um fungo), os hospedeiros potenciais representam uma parte diminuta da flora e da fauna disponíveis. A grande maioria dos outros organismos é totalmente incapaz de servir como hospedeiro: muitas vezes, não sabemos por quê.

Contudo, existem alguns padrões para essa especificidade. Parece, por exemplo, que quanto mais íntima a associação do parasito com um hospedeiro particular, maior é a probabi-

lidade de que ele fique restrito a esta única espécie de hospedeiro. Assim, por exemplo, os piolhos das aves, que passam suas vidas sobre um hospedeiro, exploram uma única espécie de hospedeiro, e as moscas do piolho, que se movimentam ativamente de um hospedeiro para outro, podem utilizar várias espécies de hospedeiros (Tabela 12.1).

O estabelecimento dos limites do hospedeiro de um parasito, entretanto, nem sempre é tão direto como se pode imaginar. As espécies fora dos limites do hospedeiro são relativamente de fácil caracterização: os parasitos não podem causar uma infecção no interior delas. Porém, para aquelas dentro dos limites, a resposta pode variar de uma patologia grave, seguida de morte, até uma infecção sem sintomas claros. É mais comum a ocorrência de hospedeiro "natural" de um parasito, ou seja, aquele com o qual este coevolui e cuja infecção é assintomática. Nos hospedeiros "acidentais", a infecção provoca uma patologia freqüentemente fatal. ("Acidental" é um termo apropriado nesse caso, pois esses hospedeiros com freqüência são terminais e morrem tão logo a infecção se estabelece, de forma que o patógeno não pode evoluir com eles e, portanto, não pode adaptar-se a eles.)

Esses temas têm importância não apenas parasitológica, mas também médica, no caso de *infecções zoonóticas*: infecções que circulam naturalmente e coevoluíram em uma ou mais espécies de vida selvagem, mas que também apresentam um efeito patológico em humanos. Bons exemplos disso são a peste bubônica e a pneumônica – doenças humanas causadas pela bactéria *Yersinia pestis*. Esta espécie de bactéria circula naturalmente em populações de algumas espécies de roedores selvagens: por exemplo, no gerbo (*Rhombomys opinus*) nos desertos da Ásia Central, e, provavelmente, em populações de ratos-cangurus (*Dipodomys* spp.) em hábitats similares no sudoeste dos EUA. (Ressalte-se que pouco é conhecido sobre a ecologia de *Y. pestis* nos EUA, apesar da sua natureza comum e ameaça potencial [ver Biggins e Kosoy, 2001].) Nestas espécies, os sintomas são poucos ou inexistem na maioria dos casos de infecção. Entretanto, existem outras espécies em que a infecção por *Y. pestis* é devastadora. Algumas destas são parentes próximos dos hospedeiros naturais. Nos EUA, populações de marmotas (*Cynomys* spp.), também roedores, são regularmente aniquiladas por epidemias de peste, o que se tornou um tópico importante em conservação. Porém, existem também outras espécies, de parentesco distante com os hospedeiros naturais, nas quais a peste não-tratada é em geral, e rapidamente, fatal. Entre estas, estão os humanos. A razão de tal padrão de virulência diferencial ocorrer tão freqüentemente (baixa virulência no hospedeiro coevoluído, elevada virulência em alguns hospedeiros não-aparentados, mas incapazes mesmo de causar uma infecção em outros) é uma importante questão não-resolvida na biologia hospedeiro-patógeno. O tema da coevolução hospedeiro-patógeno é abordado novamente na Seção 12.8.

12.3.3 A especificidade de hábitats dentro dos hospedeiros

A maioria dos parasitos é também especializada em viver apenas em partes específicas do seu hospedeiro. Os parasitos da malária vivem nos eritrócitos de vertebrados. Os parasitos do gênero *Theileria*, de bovinos, ovinos e caprinos, vivem nos linfócitos e nas células epiteliais e, mais tarde, nas células da glândula salivar do carrapato, que é o vetor da doença, entre outros exemplos.

Por meio de transplante de parasitos de uma parte do corpo do hospedeiro para outra, é possível demonstrar que muitos parasitos vivem nos hábitats-alvo. Quando os vermes nematódeos (*Nippostrongylus brasiliensis*) foram transportados do jejuno para as partes anterior e posterior do intestino delgado de ratos, eles migraram de volta para o seu hábitat original (Alphey, 1970). Em outros casos, a procura de hábitats pode envolver crescimento, em vez de movimento corporal. Por exemplo, o carvão-nu-do-trigo (o fungo *Ustilago tritici*) infecta os estigmas expostos das flores do trigo e logo cresce, formando um sistema filamentoso que se estende até o interior do embrião jovem. O crescimento continua na plântula, e o micélio acompanha o ritmo de crescimento do caule. Por fim, o fungo cresce rapidamente no interior das flores em desenvolvimento, convertendo-as em massas de esporos.

TABELA 12.1 Especialização de ectoparasitos que se alimentam de aves e mamíferos (segundo Price, 1980).

			Porcentagem de espécies restritas a:		
Nome científico	*Nome popular e estilo de vida*	*Número de espécies*	*1 hospedeiro*	*2 ou 3 hospedeiros*	*Mais do que 3 hospedeiros*
Philopteridae	Piolho das aves (passam a vida inteira sobre um hospedeiro)	122	87	11	2
Streblidae	Moscas sugadoras de sangue (parasitam morcegos)	135	56	35	9
Oestridae	Mosca-pica-boi (fêmeas voam de um hospedeiro para outro)	53	49	26	25
Hystrichopsyllidae	Pulgas (saltam de um hospedeiro para outro)	172	37	29	34
Hippoboscidae	Moscas do piolho (são altamente móveis)	46	17	24	59

12.3.4 Hospedeiros como ambientes reativos: resistência, recuperação e imunidade

Toda reação de um organismo à presença de outro depende da sua capacidade de reconhecer a diferença entre o que é "próprio" e o que "não é próprio". Nos invertebrados, populações de células fagocíticas são responsáveis por grande parte da resposta de um hospedeiro aos invasores, mesmo que sejam partículas inanimadas. Nos insetos, os hemócitos (células da hemolinfa) isolam o material infeccioso por meio de uma variedade de rotas, especialmente a encapsulação. Essas respostas são acompanhadas pela produção de alguns compostos solúveis no sistema humoral, os quais reconhecem e respondem ao material não-próprio, sendo que alguns também operam na barreira do intestino médio na ausência de hemócitos (Siva-Jothy *et al.*, 2001).

Em vertebrados, há também uma resposta fagocítica ao material que não é próprio, mas seu "arsenal" é representado por um processo muito mais elaborado: a resposta imunológica (Figura 12.3). Para a ecologia de parasitos, uma resposta imunológica possui duas características vitais: (i) pode permitir que um hospedeiro se recupere de uma infecção; e (ii) pode dar a um hospedeiro infectado uma "memória" que muda sua reação se o parasito atacar novamente, ou seja, o hospedeiro fica imune à reinfecção. Em mamíferos, a transmissão de imunoglobulinas para os descendentes pode, às vezes, estender a proteção à geração seguinte.

Para a maioria das infecções virais e bacterianas de vertebrados, a colonização do hospedeiro é um episódio breve e transitório na sua vida. Os parasitos se multiplicam dentro do hospedeiro e desencadeiam uma forte resposta imunológica. As respostas imunológicas desencadeadas por muitos dos macroparasitos e protozoários microparasitos, ao contrário, tendem a ser mais fracas. Por isso, as infecções tendem a ser persistentes, e os hospedeiros podem estar sujeitos à reinfecção repetida.

Na verdade, as respostas a microparasitos e helmintos parecem muitas vezes ser dominadas por rotas diferentes dentro do sistema imunológico (Mac Donald *et al.*, 2002). Essas rotas podem exercer regulação mútua: a infecção por helminto pode, portanto, aumentar a probabilidade de infecção microparasítica e vice-versa (Behnke *et al.*, 2001). Assim, por exemplo, o tratamento bem-sucedido de infecções por vermes, em pacientes que foram também infectados com HIV, provoca uma queda significativa na carga viral do HIV (Wolday *et al.*, 2002).

A estrutura modular das plantas, a presença de paredes celulares e a ausência de um verdadeiro sistema circulatório (como o do sangue ou da linfa) transformam em proteção ineficiente qualquer forma de resposta imunológica. Em vegetais, não há população migratória de fagócitos que possa ser mobilizada para enfrentar os invasores. No entanto, existe uma evidência crescente de que as plantas superiores possuem sistemas complexos de defesa contra parasitos. Essas defesas são classificadas como constitutivas – barreiras físicas ou biológicas contra organismos invasores, as quais estão presentes independentemente da presença do parasito – ou induzidas, que surgem em resposta ao ataque do patógeno (Ryan e Jagendorf, 1995; Ryan *et al.*, 1995). Após a planta ter sobrevivido a um ataque patogênico,

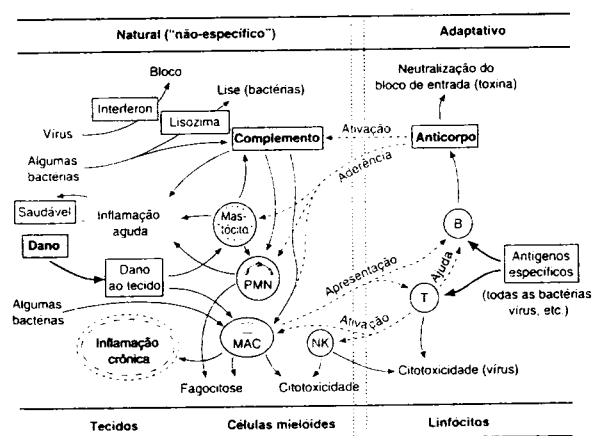



FIGURA 12.3. A resposta imunológica. O mecanismo mediador da resistência à infecção pode ser dividido em "natural" ou "não-específico" (à esquerda) e "adaptativo" (à direita), cada qual composto de elementos celulares (metade inferior) e elementos humorais (isto é, livres no soro ou fluidos corporais; metade superior). A resposta adaptativa começa quando o sistema imunológico é estimulado por um antígeno que é absorvido e processado por um macrófago (MAC). O antígeno é uma parte do parasito, como uma molécula superficial. O antígeno processado é apresentado aos linfócitos T e B. Os linfócitos T respondem estimulando variados clones de células, alguns dos quais são citotóxicos (NK, *natural killer cells* – células assassinas naturais), e outros estimulam os linfócitos B a produzir anticorpos. O parasito que porta o antígeno pode agora ser atacado de diferentes maneiras. PMN = *polymorphonuclear neutrophil* (neutrófilo polimorfonuclear) (segundo Playfair, 1996).

a partir dela pode ser desencadeada uma "resistência sistemática adquirida" a ataques subseqüentes. Por exemplo, plantas do tabaco, com infecção foliar pelo vírus do mosaico do tabaco, podem produzir lesões localizadas que restringem a área da infecção. Essas plantas se tornam resistentes a novas infecções, não só pelo mesmo vírus, mas também por outros parasitos. Em alguns casos, o processo implica a produção de "elicitinas", que foram purificadas, mostrando que induzem respostas defensivas vigorosas por parte do hospedeiro (Yu, 1995).

Para a compreensão de todas as respostas defensivas de hospedeiros a parasitos, é fundamental acreditar que tais respostas têm um custo – que a energia e a matéria investidas na resposta precisam ser desviadas de outras importantes funções do corpo – e que, portanto, deve haver uma compensação (*trade-off*) entre a resposta e outros aspectos da história de vida: quanto mais é investido em um, tanto menos pode ser investido nos outros. Em vertebrados, a evidência dessa abordagem é revista por Lochmiller e Derenberg (2000), que ilustram, por exemplo, o preço energético (em termos de um aumento na taxa metabólica em repouso) pago por muitos vertebrados para estabelecer uma resposta imunológica (Tabela 12.2).

12.3.5 As conseqüências da reação do hospedeiro: *S-I-R*

As variações nos mecanismos utilizados por diferentes tipos de organismos no combate à infecção são, obviamente, importantes para médicos, veterinários e parasitologistas. Elas são também importantes para ecólogos que trabalham com sistemas especiais, em que é essencial o entendimento da biologia geral. Porém, da perspectiva de um panorama ecológico, para os hospedeiros, as conseqüências dessas respostas são mais importantes, tanto em nível de organismo quanto de população. Em primeiro lugar, essas respostas determinam onde os indivíduos se situam no espectro: desde "totalmente suscetíveis" até "totalmente resistentes" e, uma vez infectados, desde mortos por infecção até assintomáticos. Segundo, no caso de vertebrados, as respostas determinam se um indivíduo ainda expressa uma certa suscetibilidade ou adquiriu imunidade à infecção.

TABELA 12.2 Custos energéticos estimados (aumento porcentual na taxa metabólica em repouso, em relação aos controles) para diferentes vertebrados, ao estabelecerem uma resposta imunológica a uma gama de "desafios" que induzem tal resposta (segundo Lochmiller e Derenberg, 2000).

Espécie	*Desafio imunológico*	*Custo (%)*
Homem	Sepsia	30
	Sepsia e dano	57
	Vacinação tifóide	16
Rato	Infusão de interceulina-1	18
	Inflamação	28
Camundongo	Injeção de hemocianina da lapa ("keyhole limpet")	30
Ovelha	Endotoxina	10–49

Para uma população, essas diferenças individuais definem a sua estrutura, em termos do número de indivíduos nas diferentes classes. Muitos modelos matemáticos da dinâmica hospedeiro-patógeno, por exemplo, são referidos como modelos *S-I-R*, pois seguem os números mutáveis de indivíduos *s*uscetíveis, *i*nfecciosos e *r*ecuperados (e imunes) na população. As variações em nível populacional são, portanto, cruciais na moldagem das características no âmago da ecologia no que diz respeito às distribuições e abundâncias do organismo. A partir da Seção 12.4.2 retomaremos essas questões relativas ao comportamento epidêmico.

12.3.6 Mudanças no crescimento e no comportamento induzidas por parasitos

Alguns parasitos induzem uma nova mudança *programada* no desenvolvimento do hospedeiro. Os insetos agromizídeos, cecidomiídeos e cinipídeos, formadores de galhas em plantas superiores, são exemplos notáveis. Os insetos ovopositam no tecido hospedeiro, que responde por meio de um novo crescimento. As galhas produzidas resultam de uma resposta morfogenética, completamente diferente de qualquer estrutura que a planta costuma produzir. A simples presença do ovo do parasito, por um certo período, pode ser suficiente para desencadear, no tecido hospedeiro, uma seqüência morfogenética, que continua mesmo se a larva em desenvolvimento é removida. Entre os formadores de galhas que atacam carvalhos (*Quercus* spp.), cada um provoca uma única resposta morfogenética do hospedeiro (Figura 12.4).

Os fungos e nematódeos parasitos de plantas também podem induzir respostas morfogenéticas, como uma grande ampliação celular, a formação de nódulos e outras "deformações". Após a infecção pela bactéria *Agrobacterium tumefaciens*, o tecido da galha pode ser extraído do hospedeiro, que, embora não contenha o parasito, já mudou seu novo padrão de comportamento morfogenético e continua produzindo tecido de galha. Nesse caso, o parasito induziu uma transformação genética das células do hospedeiro. Alguns fungos parasíticos também "assumem o controle" da sua planta hospedeira, castrando-a ou esterilizando-a. O fungo *Epichloe typhina*, que parasita gramíneas, as impede de florescer e de produzir sementes – a gramínea se transforma em um "eunuco" vegetativamente vigoroso, produzindo descendentes do parasito, mas não seus próprios descendentes.

A maioria das respostas de organismos modulares aos parasitos (e a outros estímulos ambientais) envolve mudanças no crescimento e na forma. Nos organismos unitários, porém, a resposta dos hospedeiros à infecção implica mais freqüentemente a mudança de comportamento, o que muitas vezes aumenta a chance de transmissão do parasito. Em hospedeiros infectados por vermes, a irritação do ânus estimula o ato de coçar, e os ovos são transportados pelos dedos e unhas contaminados até a boca. Às vezes, o comportamento de hospedeiros infectados parece maximizar a chance de o parasito chegar a um hospedeiro secundário ou vetor. Foram observados indivíduos de louva-a-deus se deslocando até a beira de um rio e aparentemente se jogando nele; em um minuto dentro da água, um verme górdio (*Gordius*) emerge do ânus do louva-a-deus. Esse verme é um parasito de insetos terrestre, mas depende de um hospedeiro aquático para uma parte do seu ciclo de vida. Parece que o hospedeiro infectado desenvolve uma hidrofilia que garante ao parasito chegar ao hábitat aquático. Os indivíduos de louva-a-deus que eram resgatados retornavam até a beira do rio e se jogavam nele novamente.

FIGURA 12.4 Galhas em carvalhos (*Quercus petraea*, *Q. robur*, *Q. pubescens* ou *Q. cerris*), formadas por vespas do gênero *Andricus*. Cada figura mostra uma seção através de uma galha induzida por uma espécie diferente de *Andricus*. As áreas escuras coloridas representam o tecido da galha, e as áreas centrais mais claras são as cavidades que contêm a larva do inseto (de Stone e Cook, 1998).

12.3.7 Competição dentro dos hospedeiros

Uma vez que os hospedeiros são as manchas de hábitats para seus parasitos, não é surpresa que competições intra-específica e interespecífica, observadas em outras espécies em outros hábitats, também podem ser verificadas em parasitos dentro dos seus hospedeiros. Existem muitos exemplos da queda no desempenho de parasitos dentro de um hospedeiro, relacionada ao aumento geral da abundância de parasitos (Figura 12.5a) e do rendimento geral de parasitos alcançando um nível de saturação (Figura 12.5b), reminiscência da "produção final constante" encontrado em muitas monoculturas vegetais sujeitas à competição intra-específica (ver Seção 5.5.1).

Entretanto, ao menos em invertebrados, devemos ser cautelosos ao interpretarmos tais resultados simplesmente como uma conseqüência da competição intra-específica por recursos limitados, uma vez que a intensidade da reação imunológica eliciada do próprio hospedeiro depende tipicamente da abundância de parasitos. Uma rara tentativa de separar esses dois efeitos utilizou a disponibilidade de ratos mutantes desprovidos de uma resposta imunológica efetiva (Paterson e Viney, 2002). Esses ratos – juntamente com outros, normais (controle) – foram submetidos à infecção experimental com um nematódeo *Strongyloides ratti*, segundo uma gradação de doses. Qualquer redução no desempenho do parasito causada pela dose nos ratos normais poderia ser atribuída à competição intra-específica e/ou a uma resposta imunológica que aumenta com a dose; nos ratos mutantes, obviamente, apenas a primeira delas é possível. De fato, não se observou resposta nos ratos mutantes (Figura 12.6), indicando que nessas doses, que eram similares às observadas naturalmente, não houve evidência de competição intra-específica, e que o padrão observado nos ratos normais resulta inteiramente de uma resposta imunológica dependente da densidade. É evidente que isso não significa que nunca há competição intra-específica entre parasitos dentro dos hospedeiros, mas enfatiza as sutilezas que surgem quando um hábitat de um organismo é seu hospedeiro reativo.

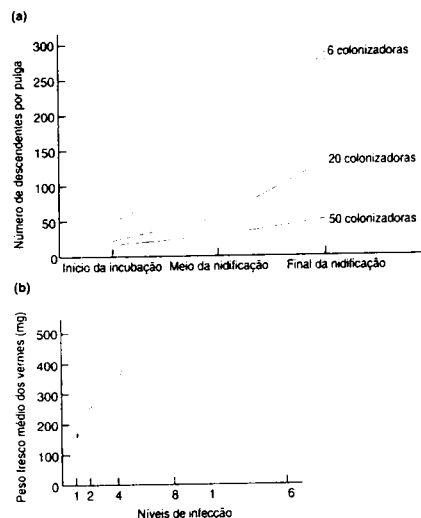



FIGURA 12.5 Respostas dependentes da densidade de parasitos dentro dos seus hospedeiros. (a) Relação entre o número de pulgas *Ceratophyllus gallinae* ("colonizadoras") acrescentadas aos ninhos do chapim-azul e o número de descendentes por pulga (média ± erro-padrão). Quanto maior a densidade, menor é a taxa reprodutiva das pulgas. Esse diferencial aumentou a partir de uma estimativa feita no início da incubação dos ovos do chapim-azul, até o final da nidificação (segundo Tripet e Richner, 1999). (b) O peso médio de vermes por camundongo infectado alcança uma "produção final constante", após uma infecção deliberada (em diferentes níveis) com a tênia *Hymenolepis microstoma* (segundo Moss, 1971).

FIGURA 12.6 As respostas imunológicas do hospedeiro são necessárias para a dependência da densidade, em infecções do rato com o nematódeo *Strongyloides ratti*. (a) O rendimento reprodutivo geral aumenta de acordo com a dose inicial em ratos mutantes sem uma resposta imunológica (= inclinação não difere significativamente de 1), mas com uma resposta imunológica ( ) ela é quase independente da dose inicial, ou seja, ele está regulado (inclinação = 0,15, significativamente inferior a 1, $P < 0{,}001$). (b) A sobrevivência é independente da dose inicial em ratos mutantes sem uma resposta imunológica (= inclinação não difere significativamente de 0), mas com uma resposta imunológica ( ) ela declina (inclinação = – 0,62, significativamente inferior a 0, $P < 0{,}001$) (segundo Paterson e Viney, 2002).

Vimos, no Capítulo 8, que a diferenciação de nicho e, principalmente, as espécies com maior efeito sobre suas próprias populações do que sobre as de competidores potenciais se situam no centro da nossa compreensão da coexistência de competidores. Vimos também que os parasitos geralmente se especializam em locais ou tecidos especiais dentro dos seus hospedeiros, sugerindo ampla oportunidade de diferenciação de nicho. Em vertebrados, ao menos, a especificidade da resposta imunológica significa que cada parasito tende a ter seu maior efeito adverso sobre suas próprias populações. Por outro lado, muitos parasitos têm tecidos do hospedeiro e recursos em comum, e é fácil observar que a presença de uma espécie de parasito pode tornar um hospedeiro menos vulnerável ao ataque de uma segunda espécie (p. ex., como resultado de respostas induzidas em plantas) ou mais vulnerável (simplesmente por causa do estado de debilidade do hospedeiro). De modo geral, não é surpresa que a ecologia da competição de parasitos dentro de hospedeiros seja um tema com muitas questões não-resolvidas.

Alguma evidência de competição interespecífica entre parasitos, todavia, provém de um estudo de duas espécies de nematódeos, *Howardula aoronymphium* e *Parasitylenchus nearcticus*, que infectam a mosca-da-fruta *Drosophila recens* (Perlman e Jaenike, 2001). Dessas duas espécies, *P. nearcticus* é uma especialista, encontrada apenas em *D. recens*, e *H. aoronymphium* é generalista, capaz de infectar uma gama de espécies de *Drosophila*. Além disso, *P. nearcticus* afeta profundamente o seu hospedeiro, esterilizando as fêmeas, e *H. aoronymphium* parece reduzir a fecundidade do hospedeiro em somente cerca de 25% (embora isto já represente uma redução drástica no desempenho do hospedeiro). É também aparente que, enquanto *H. aoronymphium* é profundamente afetada por *P. nearcticus*, quando as duas coexistem dentro do mesmo hospedeiro em infecções experimentais (Figura 12.7a), não há reciprocidade nesse efeito (Figura 12.7b). Portanto, a competição entre os dois parasitos é bastante assimétrica (como acontece freqüentemente com competição interespecífica; ver Seção 8.3.3): a especialista *P. nearcticus* é uma exploradora mais poderosa do seu hospedeiro (reduzindo-o a densidades mais baixas mediante seu efeito sobre a fecundidade) e uma competidora mais forte. A coexistência entre as duas espécies ocorre, presumivelmente, porque a mosca-hospedeira proporciona integralmente os nichos fundamental e efetivo de *P. nearcticus*, enquanto ela fornece apenas parte do nicho efetivo de *H. aoronymphium*.

12.4 Distribuição (transmissão) e dispersão de parasitos entre hospedeiros

12.4.1 Transmissão

Janzen (1968) destacou que poderíamos, de maneira proveitosa, pensar em hospedeiros como ilhas colonizadas por parasitos. Usando esse mesmo vocabulário, tal idéia colocou a relação entre hospedeiro e parasito no mesmo campo de estudo da biogeografia de ilhas de MacArthur e Wilson (1967) (ver Seção 21.5). Um ser humano colonizado pelo parasito da malária, nesse sentido, é uma ilha ou mancha habitada. As chances de um mosquito vetor transportar um parasito de um hospedeiro a outro corresponde às distâncias variáveis entre ilhas diferentes. Assim, as populações de parasitos são mantidas por uma colonização contínua de novas manchas de hospedeiros à medida que as manchas antigas infectadas (hospedeiros) morrem ou se tornam imunes a novas infecções. A população de parasitos no todo é uma "metapopulação" (ver Seção 6.9), com cada hospedeiro sustentando uma subpopulação desse total.

transmissão direta e indireta: agentes de vida curta e de vida longa

É natural que espécies diferentes de parasitos sejam transmitidas de maneiras distintas entre os hospedeiros. A distinção mais fundamental talvez seja entre parasitos que são transmitidos diretamente de hospedeiro para hospedeiro e os que necessitam de um vetor ou hospedeiro intermediário para sua transmissão. No primeiro grupo, poderíamos também distinguir aqueles cuja infecção é por contato físico entre hospedeiros ou por um agente infeccioso de vida muito curta (expelido na tosse ou no espirro, por exemplo) daqueles cujos hospedeiros são infectados por agentes infecciosos de vida longa (p. ex., esporos dormentes e persistentes).

Pela nossa própria experiência, estamos bastante familiarizados com a natureza dessas distinções entre patógenos de animais, mas, na essência, os mesmos padrões se aplicam às plantas. Por exemplo, muitas doenças causadas por fungos de solo são transmitidas de uma planta hospedeira para outra por contatos de raízes ou pelo crescimento do fungo através do solo, a partir de uma base estabelecida sobre uma planta que fornece a ele os recursos para atacar outra. O fungo cor de mel (*Armillaria mellea*) se propaga pelo solo como um cordão "rizomorfo" e pode infectar um outro hospedeiro (geralmente uma árvore ou arbusto lenhoso) quando encontra suas raízes. Em comunidades naturalmente diversas, tal expansão é relativamente lenta, mas, quando as plantas ocorrem como "continentes" de contatos contínuos, a infecção tem muito mais oportunidades para se propagar. Para as doenças dispersadas pelo vento, os focos de infecção podem se estabelecer a grandes distâncias da origem; mas a taxa com que uma epidemia se desenvolve localmente depende muito da distância entre os indivíduos. Para os propágulos dispersados pelo vento (esporos, grãos de pólen e sementes), é característico que a distribuição alcançada pela dispersão seja, em geral, bastante "leptocúrtica": poucos propágulos percorrem uma distância muito grande, e a maioria é depositada próximo à origem.

FIGURA 12.7 (a) Tamanho médio ± erro-padrão (mm², área da secção longitudinal) de vermes-mães de *Howardula aoronymphium* em hospedeiros de uma semana, *Drosophila recens*, em infecções simples e mistas. O tamanho é um bom índice de fecundidade de *H. aoronymphium*. Os hospedeiros continham um, dois ou três vermes-mães de *Howardula aoronymphium*; estes foram criados em uma dieta contaminada com *H. aoronymphium* (barras escuras) ou em infecções mistas (*H. aoronymphium* e *Parasitylenchus nearcticus*; barras claras). O tamanho (fecundidade) foi consistentemente mais baixo em infecções mistas. (b) Número de descendentes de *P. nearcticus* (isto é, fecundidade) ± erro padrão, em infecções simples (barras escuras) e mistas (barras claras). Os números acima das barras indicam os tamanhos das amostras de moscas: os números dos tratamentos se referem aos números de nematódeos acrescentados à dieta. A fecundidade não foi reduzida em infecções mistas (segundo Perlman e Jaenike, 2001).

12.4.2 Dinâmica da transmissão

A dinâmica da transmissão, em um sentido bem real, é a força propulsora por trás da dinâmica de populações de patógenos, mas muitas vezes ela é o aspecto sobre o qual dispomos de menos dados (comparando com a fecundidade de parasitos ou a taxa de mortalidade de hospedeiros infectados). No entanto, podemos traçar um quadro dos princípios fundamentais da dinâmica da transmissão (Beson *et al.*, 2002).

A taxa de produção de novas infecções em uma população, resultante da transmissão, depende da taxa de transmissão *per capita* (taxa de transmissão por hospedeiro-"alvo" suscetível) e do número de hospedeiros suscetíveis existentes (que podemos chamar de S). Por sua vez, a taxa de transmissão *per capita* é geralmente proporcional, primeiro, à taxa de contato, k, entre hospedeiros suscetíveis e tudo que transporte a infecção. Ela também depende da probabilidade, p, de que um contato que poderia transmitir a infecção, de fato, procede dessa forma. Claramente, esta probabilidade depende do poder infeccioso do parasito, da suscetibilidade do hospedeiro, e assim por diante. Juntando esses três componentes, podemos dizer que:

$$\text{a taxa de produção de novas infecções} = k.p.S \qquad (12.1)$$

Os detalhes da taxa de contato, k, são diferentes para diferentes tipos de transmissão.

- Para parasitos transmitidos diretamente de hospedeiro para hospedeiro, consideramos a taxa de contato entre hospedeiros infectados e hospedeiros suscetíveis (não-infectados).
- Para hospedeiros infectados por agentes infecciosos de vida longa que são isolados dos hospedeiros, essa é a taxa de contato entre estes e hospedeiros suscetíveis.
- Com parasitos transmitidos por vetores, consideramos a taxa de contato entre hospedeiro e vetor (a "taxa hospedeiro-picador"), e isso determina *duas* taxas de transmissão-chave: de hospedeiros infectados para vetores suscetíveis, e de vetores infectados para hospedeiros suscetíveis.

O que determina, porém, a taxa de contato *per capita* entre suscetíveis e infectados? Para agentes infecciosos de vida longa, em geral se admite que a taxa de contato é determinada essencialmente pela densidade desses agentes. Para transmissão direta e transmissão promovida por vetor, entretanto, a taxa de contato precisa ser decomposta também em dois componentes. O primeiro é a taxa de contato entre um hospedeiro individual suscetível e *todos* os outros hospedeiros (transmissão direta) ou todos os vetores; isso pode ser denominado c. O segundo é, então, a proporção desses hospedeiros ou vetores que são infecciosos; isso é denominado I/N, em que I é o número de infectados, e N, o número total de hospedeiros (ou vetores). Nossa equação expandida é agora:

$$\text{a taxa de produção de novas infecções} = c.p.S.(I/N) \qquad (12.2)$$

Precisamos tentar interpretar c e I/N sucessivamente.

12.4.3 Taxas de contato: transmissão dependente da densidade e da freqüência

Para a maioria das infecções, muitas vezes se aceita que a taxa de contato c aumenta em proporção à densidade da população, N/A, em que A é a área ocupada pela população, isto é, quanto mais densa a população, tanto mais hospedeiros entram em contato entre si (ou vetores contatam com hospedeiros). Admitindo, para simplificar, que A permaneça constante, os N são então suprimidos da equação e todas as outras constantes podem ser combinadas em uma única constante β (o "coeficiente de transmissão"), e a equação torna-se:

$$\text{a taxa de produção de novas infecções} = \beta.S.I \qquad (12.3)$$

Isso é conhecido como *transmissão dependente da densidade*.

Por outro lado, para doenças transmitidas sexualmente, há tempo sabe-se que a taxa de contato é constante: a freqüência de contatos sexuais é independente da densidade da população. Nesse caso, a equação torna-se

$$\text{a taxa de produção de novas infecções} = \beta'.S.(I/N) \qquad (12.4)$$

em que o coeficiente de transmissão novamente combina todas as outras constantes, mas, nesse caso, adquire um *prime*, β', porque a combinação de constantes é um pouco diferente. Isso é conhecido como *transmissão dependente da freqüência*.

Cada vez mais, entretanto, tornou-se evidente que é incorreta a simples correspondência admitida entre transmissão sexual e dependência da freqüência, por um lado, e todos os outros tipos de infecção e dependência da densidade, por outro. Por exemplo, quando a dependência da densidade e a dependência da freqüência foram comparadas como descritores da dinâmica da transmissão do vírus da varíola bovina, que não é transmitido sexualmente, em populações naturais de roedores (*Clethrionomys glareolus*), a dependência da freqüência revelou-se superior (Begon *et al.*, 1998).

A dependência da freqüência parece ser um descritor melhor do que a dependência da densidade também para muitas infecções (não-sexualmente transmitidas) de insetos (Fenton *et al.*, 2002). Em tais casos, uma provável explicação é que o contato sexual não é o único aspecto comportamental para o qual a taxa de contato varia pouco com a densidade da população: muitos contatos sociais, como a defesa de território, por exemplo, podem enquadrar-se na mesma categoria.

Em segundo lugar, $\beta.S.I.$ e $\beta'.S.I/N$ são cada vez mais reconhecidas (p. ex., McCallum *et al.*, 2001) como referência – em relação às quais exemplos reais de transmissão poderiam ser medidos, em vez de descritores exatos da dinâmica – ou talvez como extremidades de um espectro ao longo do qual termos reais de transmissão pudessem ser reunidos. Por exemplo, a aplicação do termo $\beta\, S^x I^y$ à dinâmica de transmissão da infecção por granulovírus em larvas da mariposa *Plodia interpunctella* revelou que o melhor ajuste não foi a "pura" transmissão dependente da densidade, βSI, mas a $\beta' S^{1,12} I^{0,14}$ (Figura 12.8). Em outras palavras, a transmissão foi maior do que o esperado (expoente superior a 1) em densidades mais elevadas de hospedeiros suscetíveis, provavelmente porque nessas densidades os hospedeiros tiveram menos alimento, moveram-se mais e conseguiram mais material infeccioso. Todavia, ela foi menor do que o esperado (expoente inferior a 1) em densidades mais elevadas de cadáveres hospedeiros infecciosos, provavelmente por causa da grande diferença de suscetibilidade entre os hospedeiros, de modo que os mais suscetíveis foram infectados, mesmo em densidades baixas de cadáveres, mas os menos suscetíveis permaneceram não-infectados, mesmo com o aumento da densidade de cadáveres.

Mudando da taxa de contato, c, para o termo I/N, geralmente se supõe de modo simplificado que isso pode ser baseado em números de uma população como um todo. Na realidade, entretanto, a transmissão costuma ocorrer localmente entre indivíduos próximos. Em outras palavras, o uso de tal termo admite que todos os indivíduos de uma população se misturam livremente, ou, de maneira um pouco mais realista, que a distribuição dos indivíduos na população é aproximadamente regular, de modo que os suscetíveis estão sujeitos mais ou menos à mesma probabilidade de contato com um indivíduo infeccioso, I/N. No entanto, a realidade é que, em uma população, há *hot spots* de infecção – onde I/N é elevada – e zonas correspondentes sem tensões. Portanto, a transmissão freqüentemente origina ondas espaciais de infecção que passam por uma população (p. ex., Figura 12.9), e não simplesmente uma elevação geral na infecção atribuída a um termo de transmissão global como βSI. Isso ilustra um ponto de caráter mais geral na modelagem, a saber, o preço pago pelo realismo diminuído, quando um processo complexo é reduzido a um termo simples (como βSI). Contudo, como veremos (e já vimos em outros contextos), sem esses termos simples para nos ajudar, seria impossível o progresso na compreensão de processos complexos.

12.4.4 Diversidade de hospedeiros e propagação espacial da doença

Quanto mais isolados entre si os hospedeiros estiverem, mais remotas são as chances de um parasito se propagar entre eles. Talvez não seja surpresa, portanto, que as principais epidemias conhecidas em plantas tenham ocorrido em cultivos que não são ilhas em um mar de outra vegetação, mas sim "continentes" – grandes áreas de terra ocupadas por uma única espécie (e muitas vezes por uma única variedade da espécie). Inversamente, a propagação espacial de uma infecção pode ser diminuída ou mesmo cessada por misturas de espécies ou variedades suscetíveis e resistentes (Figura 12.10). Um efeito um tanto semelhante é descrito na Seção 22.3.1.1, para a doença de Lyme, nos Estados Unidos, onde algumas espécies de hospedeiros incompetentes

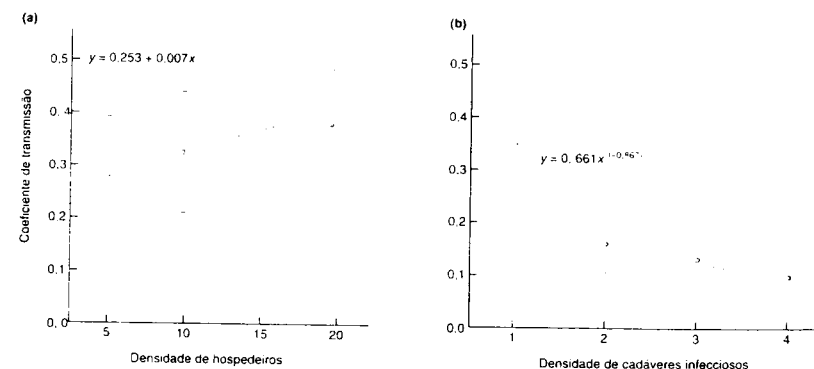



FIGURA 12.8. A estimativa do coeficiente de transmissão em densidades diferentes de (a) hospedeiros suscetíveis e (b) cadáveres infecciosos durante a transmissão de um granulovírus entre mariposas, *Plodia interpunctella*, mostrou um aumento com os primeiros e um decréscimo com os últimos. Isso é contrário às expectativas de transmissão dependente da densidade (um coeficiente aparentemente constante em ambos os casos) (segundo Knell *et al.*, 1998).

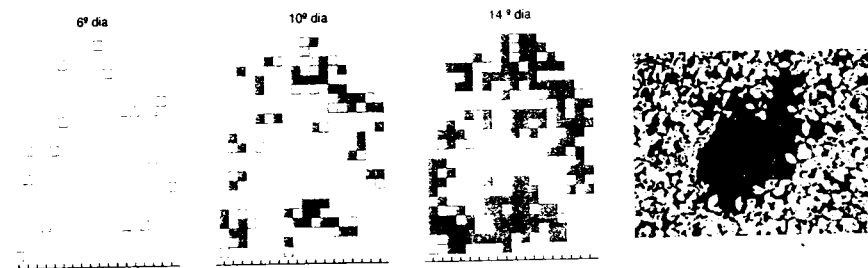



FIGURA 12.9. Distribuição espacial da doença do apodrecimento em uma população de rabanetes (*Raphanus sativus*) causada pelo fungo *Rhizoctonia solani*. Seguindo o início da doença em plantas isoladas (quadrados claros), a epidemia se propaga rapidamente para plantas vizinhas (quadrados escuros), resultando em manchas de plantas apodrecidas (imagem à direita) (cortesia de W. Otten e C. A. Gilligan, Cambridge University).

na transmissão de patógenos espiroquetas "diluem" a transmissão entre membros da espécie mais competente.

Na prática agrícola, cultivares resistentes oferecem um desafio para parasitos em evolução: os mutantes que podem atacar a planta resistente têm um ganho imediato em eficácia. Novas cultivares resistentes à doença, por isso, tendem a ser adotadas de modo amplo na prática comercial, mas elas freqüentemente sucumbem, quase sempre de forma repentina, a uma raça diferente do patógeno. Uma nova cultivar é logo usada, e no momento oportuno emerge uma nova raça de patógeno. Esse ciclo de "desenvolvimento e fracasso" (*boom and bust*) é repetido indefinidamente e mantém o patógeno em uma condição de contínua evolução, e os fitotecnistas, permanentemente ocupados. Uma saída desse ciclo pode ser obtida por uma mistura deliberada de variedades, de modo que a lavoura não é dominada nem por uma raça virulenta do patógeno, nem por uma forma suscetível da própria cultura.

Na natureza, pode haver um risco particular de dispersão de doença de plantas perenes para plântulas da mesma espécie crescendo próximo a elas. Se esse fosse o caso comum, haveria contribuição à riqueza em espécies de comunidades por impedir o desenvolvimento de monoculturas. Isso tem sido chamado de efeito Janzen-Connell. Packer e Clay (2000) realizaram um teste completo desse efeito e na amora-preta, *Prunus serotina*, em uma floresta em Indiana. Os resultados foram, primeiro, que a probabilidade de sobrevivência de plântulas foi menor próximo às suas plantas-mãe (Figura 12.11a); segundo, que foi algo no solo próximo às plantas-mães que reduziu a sobrevivência (Figura 12.11b), embora isso fosse aparente apenas em alta densidade de plântulas, e o efeito poderia ser eliminado por esterilização do solo. Isto sugere que a ação patógeno é ampliada e estendida a outras plântulas, devido às densidades altas de plântulas próximas às plantas-mãe. De fato, foram observadas plântulas moribundas com sintomas de "apodrecimento", e o fungo causador de uma redução significativa na sobrevivência de plântulas, *Pythium* sp., foi isolado delas (Figura 12.11c).

12.4.5 Distribuição de parasitos dentro de populações de hospedeiros: agregação

A transmissão naturalmente origina uma dispersão sempre mutável de parasitos dentro de uma população de hospedeiros. Porém, se congelarmos a imagem (ou, mais corretamente, se examinarmos o perfil de uma população em um determinado momento), gera-se então a distribuição de parasitos dentro de uma população de hospedeiro. Raramente tais distribuições são aleatórias. Para uma determinada espécie de parasito, é comum que muitos hospedeiros abriguem poucos parasitos ou nenhum, e que poucos hospedeiros abriguem muitos deles, ou seja, as distribuições em geral são agregadas ou agrupadas (Figura 12.12).

Em tais populações, a densidade média de parasitos (número médio por hospedeiro) pode ter pouco significado. Em uma população humana em que apenas uma pessoa é infectada com antraz, a densidade média de *Bacillus anthracis* constitui uma peça de informação especialmente sem utilidade. Uma estatística mais apropriada, principalmente para microparasitos, é a *prevalência* da infecção: a proporção ou porcentagem de uma população hospedeira que é infectada. Por outro lado, a infecção *pode* freqüentemente variar em gravidade entre os indivíduos e muitas vezes está claramente relacionada ao número de parasitos que eles abrigam. O número de parasitos em ou sobre um hospedeiro é referido como a *intensidade* da infecção. A *intensidade média* é, portanto, o número médio de parasitos por hospedeiro em uma população (incluindo aqueles hospedeiros que não estão infectados). Agregações de parasitos podem surgir dentro de hospedeiros individuais, porque estes variam em sua suscetibilidade à infecção (seja devido a fatores genéticos, comportamentais ou ambientais) ou porque os indivíduos variam em sua exposição a parasitos (Wilson *et al.*, 2002). Esta última situação é provável de acontecer por causa da natureza local da transmissão e em especial quando os hospedeiros são relativamente imóveis. A infecção, então, tende a ser concentrada, ao menos inicialmente, junto à sua fonte original, e a não ocorrer em indivíduos de áreas ainda não-infectadas ou onde já houve ocorrência mas os hospedeiros se recuperaram. Fica claro, por exemplo, mesmo sem dados explícitos sobre a distribuição de parasitos entre os hospedeiros, que os parasitos da Figura 12.9, em qualquer momento, estavam agregados em intensidades altas ao redor da frente de incidência – mas ausentes antes e depois dela.

FIGURA 12.10. Efeito de formas resistentes na diminuição da dispersão de epidemias de apodrecimento causadas pelo fungo *Rhizoctonia solani*. (a) Progresso de epidemias em populações após a introdução de *R. solani* em uma população suscetível (rabanete, *Raphanus sativus* = ●), uma população parcialmente resistente (mostarda, *Sinapsis alba* = ○) ou uma mistura 50:50 das duas ( ). (b) Uma simulação mostrando que, quando 40% das plantas em uma população pertencem a uma variedade resistente, a dispersão de uma epidemia de apodrecimento pode ser evitada após a sua introdução. Quadrados brancos representam plantas resistentes, quadrados pretos são infectadas e quadrados cinzas são suscetíveis. A infecção pode ser transmitida somente para uma planta adjacente (compartilhando um "lado"). Aqui, a epidemia não tem possibilidade de longa dispersão (cortesia de W. Otten, J. Ludlam e C. A. Gilligan, Cambridge University).

12.5 Efeitos de parasitos na sobrevivência, no crescimento e na fecundidade de hospedeiros

De acordo com a definição restrita, os parasitos causam dano ao seu hospedeiro. Todavia, nem sempre é fácil demonstrar esse dano, que pode ser detectável somente em algum estágio peculiarmente sensível da história de vida do hospedeiro ou sob circunstâncias particulares (Toft e Karter, 1990). Na verdade, há exemplos de "parasitos" que se alimentam de um hospedeiro, mas aparentemente não causam dano. Por exemplo, em populações naturais do lagarto sonolento da Austrália, *Tiliqua rugosa*, a longevidade não estava correlacionada ou estava associada positivamente com sua carga de carrapatos ectoparasitos (*Aponomma hydrosauri* e *Amblyomma limbatum*). Não houve evidência que os carrapatos fossem prejudiciais ao hospedeiro (Bull e Burzacott, 1993).

Entretanto, existem exemplos em que se demonstra um efeito danoso de um parasito sobre um hospedeiro. A Tabela 12.3, por exemplo, mostra uma compilação de estudos em que a manipulação experimental das cargas de animais parasitos revelou efeitos na fecundidade ou na sobrevivência dos hospedeiros. (E, enquanto um efeito na fecundidade pode parecer menos drástico do que na mortalidade, isso não é aplicado quando se pensa na morte de números potencialmente elevados de descendentes.)

Por outro lado, os efeitos de parasitos são muitas vezes mais sutis do que uma simples redução em sobrevivência ou fecundidade. Por exemplo, o papa-moscas malhado (*Ficedula hypoleuca*) migra de uma situação tropical do oeste da África até a Finlândia para se reproduzir, e os machos que chegam antes têm sucesso no acasalamento. Os machos infectados com *Trypanosoma*, parasito do sangue, possuem caudas mais curtas, tendem a ter asas menores e chegam à Finlândia mais tarde, de modo que presumivelmente acasalam com menor freqüência (Figura 12.13). Outro exemplo é propiciado por piolhos que se alimentam nas penas de aves e são comumente considerados como parasitos "benignos", com pouco ou nenhum efeito no desempenho dos seus hospedeiros. Entretanto, uma comparação a longo prazo dos efeitos de piolhos em pombos-selvagens-dos-rochedos (*Columba livia*) mostrou que os parasitos reduziram a proteção térmica fornecida pelas penas; em conseqüência, as aves fortemente infectadas ficaram sujeitas aos custos de taxas metabólicas mais elevadas, para manter suas temperaturas corporais (Booth *et al.*, 1993), e gastaram mais tempo na limpeza das penas, para manter a população de piolhos sob controle.

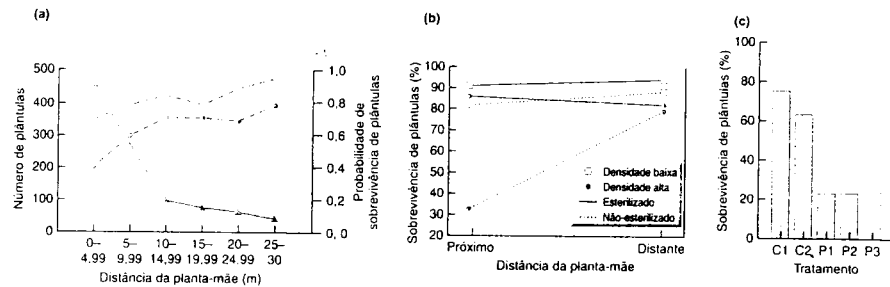



FIGURA 12.11 (a) Relação entre distância da planta-mãe, estágio inicial de plântula ( ) e probabilidade de sobrevivência de plântulas ao longo do tempo (linhas tracejadas: = após 4 meses; = após 16 meses): n = 974 plântulas sob seis árvores. (b) Efeito da distância da planta-mãe, da densidade de plântulas e da esterilização do solo sobre a sobrevivência de plântulas, quando as plântulas foram cultivadas em vasos contendo solo coletado próximo ou distante das suas plantas-mãe. Em tratamentos com densidade alta, a sobrevivência foi significativamente maior após o solo coletado próximo à planta-mãe ter sido esterilizado. ($P < 0{,}0001$). (c) Sobrevivência de plântulas em tratamentos controles e com inoculação patógeno (n = 40 por tratamento). Controle 1 (c1) = apenas solo misturado; controle 2 (c2) = 5 mL de meio de cultura fúngica estéril rico em nutrientes mais solo misturado; P1, P2 e P3 = três réplicas de 5 mL com inoculação mais solo misturado. A sobrevivência foi significativamente mais baixa nos tratamentos com patógeno, em comparação com os controles, após 19 dias ($X^2 = 13{,}8$, g.l. = 4, $P < 0{,}05$). (segundo Packer e Clay, 2000.)

Com uma tendência similar, a infecção pode tornar hospedeiros mais suscetíveis à predação. Por exemplo, o exame pós-morte de galo-selvagem-vermelho (*Lagopus lagopus scoticus*) mostrou que aves mortas por predadores portavam quantidades do nematódeo parasítico *Trichostrongylus tenuis* significativamente maiores do que a amostra presumivelmente muito mais aleatória de aves que foram alvejadas (Hudson *et al.*, 1992 a). De forma alternativa, o efeito do parasitismo pode enfraquecer um competidor agressivo e, assim, permitir a permanência de uma espécie associada mais fraca. Por exemplo, de dois lagartos do gênero *Anolis* que vivem na ilha caribenha de St. Maarten, *A. gingivinus* é o competidor mais forte e parece excluir *A. wattsi* da maior parte da ilha. Todavia, o parasito da malária *Plasmodium azurophilum* muitas vezes afeta *A. gingivinus*, mas raramente afeta *A. wattsi*. Onde o parasito infecta *A. gingivinus*, *A. wattsi* está presente; onde o parasito não está presente, ocorre apenas *A. gingivinus* (Schall, 1992). De maneira semelhante, a cuscuta (*Cuscuta salina*), um holoparasito

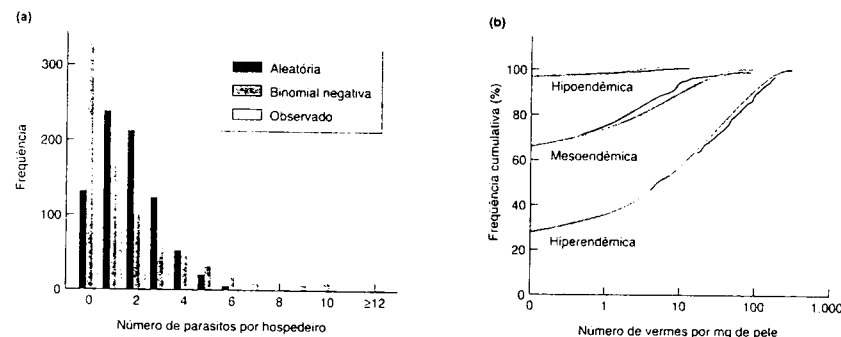



FIGURA 12.12 Exemplos de distribuições agregadas de números de parasito por hospedeiro. (a) Pitu. *Orconectes rusticus*, infectado com o platelminto *Paragonimus kellicotti*. A distribuição difere significativamente da aleatória ($X^2 = 723$, $P < 0{,}001$), mas se ajusta bem a uma "binomial negativa", que é apropriada para descrever distribuições agregadas: $X^2 = 12$, $P \approx 0{,}4$ (segundo Stromberg *et al.*, 1978; Shaw e Dobson, 1995). (b) Distribuição de vermes *Onchocerca vulvulus*, que causam oncocercose ou "cegueira do rio" em comunidades humanas Yanomami no sul da Venezuela. Novamente, as distribuições, plotadas como freqüências cumulativas (linhas pretas), ajustam-se bem a uma distribuição binomial negativa (linhas coloridas), seja a intensidade típica de infecção baixa (hipoendêmica), moderada (mesoendêmica) ou alta (hiperendêmica) (segundo Vivas-Martinez *et al.*, 2000).

TABELA 12.3 Impacto de diferentes parasitos na fecundidade e na sobrevivência de animais selvagens, demonstrado por meio de manipulação experimental de carga de parasitos (segundo Tompkins e Begon, 1999, onde as referências originais podem ser encontradas).

Hospedeiro	*Parasito*	*Impacto*
Gerbo de Anderson (*Gerbillus andersoni*)	*Synoternus cleopatrae* (pulga)	Sobrevivência reduzida
Andorinha norte-americana (*Hirundo rustica*)	*Ornithonyssus bursa* (ácaro)	Fecundidade reduzida
Andorinha-do-penhasco (*Hirundo pyrrhonota*)	*Oeciacus vicarius* (percevejo)	Fecundidade reduzida
Estorninho europeu (*Sturnus vulgaris*)	*Dermanyssus gallinae* (ácaro)	Fecundidade reduzida
	Ornithonyssus sylvarium (ácaro)	Fecundidade reduzida
Chapim-real (*Parus major*)	*Ceratophyllus gallinae* (pulga)	Fecundidade reduzida
Andorinha-de-casa (*Delichon urbica*)	*Oeciacus hirundinis* (percevejo)	Fecundidade reduzida
Tordo (*Margarops fuscatus*)	*Philinus deceptivus* (mosca)	Fecundidade reduzida
Andorinha arroxeada (*Progne subis*)	*Dermanyssus prognephilus* (ácaro)	Fecundidade reduzida
Galo-selvagem-vermelho (*Lagopus lagopus*)	*Trichostrongylus tenuis* (nematódeo)	Fecundidade reduzida
Lebre americana (*Lepus americanus*)	*Obeliscoides cuniculi* (nematódeo)	Sobrevivência reduzida
Ovelha (*Ovis aries*)	*Teladorsagia circumcincta* (nematódeo)	Sobrevivência reduzida

vegetal que tem uma forte preferência por *Salicornia* em um marisma do sul da Califórnia, é altamente útil na determinação do resultado da competição entre *Salicornia* e outras espécies vegetais dentro de várias zonas desse ambiente (Figura 12.14).

Esses últimos exemplos levantam um ponto importante. Os parasitos freqüentemente afetam seus hospedeiros não em isolamento, mas por meio de uma interação com algum outro fator: infecção pode tornar um hospedeiro mais vulnerável à competição ou predação; ou competição ou escassez de alimento pode tornar um hospedeiro mais vulnerável à infecção ou aos efeitos da infecção. Isso não significa, no entanto, que os parasitos desempenhem um papel apenas secundário. Ambos os parceiros na interação podem ser cruciais na determinação não somente da força geral do efeito, mas também de quais hospedeiros são afetados.

Os organismos resistentes a parasitos evitam os custos do parasitismo, mas, da mesma forma que a resistência a outros inimigos naturais, a resistência por si só traz um custo. Isto foi testado com duas cultivares de alface (*Lactuca sativa*) resistentes ou suscetíveis ao afídeo da raiz da alface (*Pemphigus bursarius*) e ao míldio penugento (*Bremia lactucae*), devido a dois genes fortemente ligados. Os parasitos foram controlados por aplicações semanais de inseticidas e fungicidas. Nas formas resistentes de alface, eles produziram menos gemas axilares do que nas suscetíveis (Figura 12.15), e este custo de resistência foi mais acentuado quando as plantas tiveram um pobre crescimento por causa da deficiência nutricional. Na natureza, os hospedeiros devem estar sempre situados entre os custos da suscetibilidade e os custos da resistência.

A demonstração de que parasitos têm um efeito prejudicial sobre características de importância demográfica dos hospedeiros é um primeiro passo crítico para confirmar que eles têm influência nas dinâmicas de populações e comunidades de seus hospedeiros. Porém, isso é apenas um primeiro passo. Um parasito pode aumentar a mortalidade, direta ou indiretamente, ou diminuir a fecundidade, sem que isso afete os níveis ou padrões de abundância. O efeito pode simplesmente ser tão insignificante para ter uma influência mensurável em nível populacional, ou outros fatores e processos podem agir de maneira compensatória – por exemplo, a perda por parasitismo pode levar a uma redução de mortalidade dependente da densidade em um estágio posterior

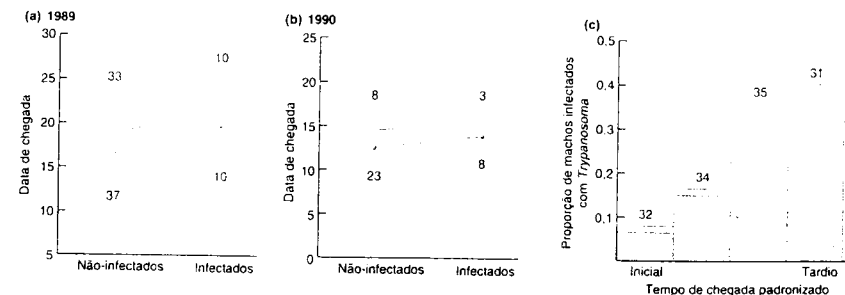



FIGURA 12.13 Data média de chegada (1º de maio) na Finlândia de machos de papa-moscas malhado (*Fidecula hypoleuca*) infectados e não-infectados com *Trypanosoma*: (a) 1989 e (b) 1990. = machos adultos; = machos de um ano. Os tamanhos das amostras são indicados junto às barras do desvio-padrão. (c) Proporção de machos infectados com *Trypanosoma* entre grupos de migrantes chegando à Finlândia em tempos diferentes (segundo Rätti *et al.*, 1993).

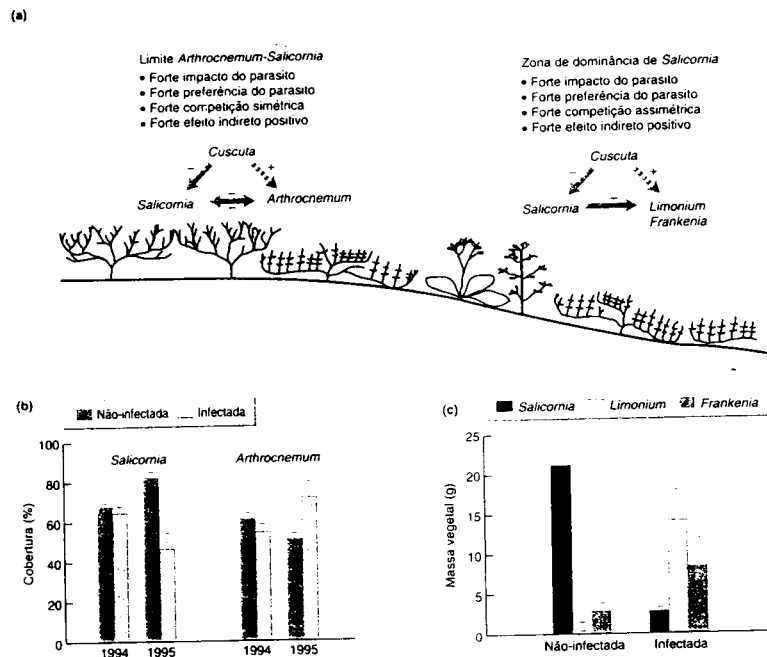



FIGURA 12.14 Efeito da cuscuta (*Cuscuta salina*) na competição entre *Salicornia* e outras espécies em um marisma no sul da Califórnia. (a) Representação esquemática das principais plantas da comunidade, nas zonas superior e média do marisma, e as interações entre elas (linhas contínuas: efeitos diretos; linhas tracejadas: efeitos indiretos). *Salicornia* (a planta com menor crescimento relativo na figura) é a mais atacada e a mais afetada pela cuscuta (que não está representada na figura). Quando não-afetada, *Salicornia* compete forte e simetricamente com *Arthrocnemum* no limite *Arthrocnemum-Salicornia*; na zona média (dominância de *Salicornia*), ela é um competidor dominante sobre *Limonium* e *Frankenia*. A cuscuta, entretanto, altera significativamente os balanços competitivos. (b) Ao longo do tempo, em parcelas infectadas com cuscuta, a cobertura de *Salicornia* diminuiu, e a de *Arthrocnemum*, aumentou. (c) Manchas grandes de cuscuta suprimem *Salicornia* e favorecem *Limonium* e *Frankenia* (segundo Pennings e Callaway, 2002).

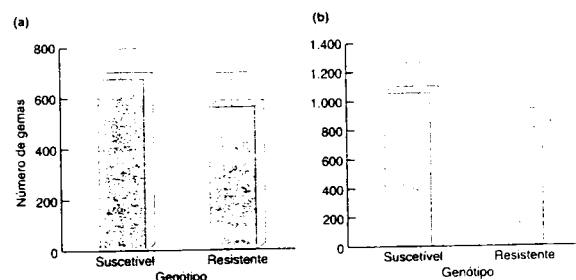



FIGURA 12.15 Número de gemas produzidas por genótipos resistentes e suscetíveis de duas cultivares de alface, (a) e (b). Sobre as barras, ± 2 EP (segundo Bergelson, 1994).

do ciclo de vida. Os efeitos de epidemias raras devastadoras, em seres humanos, outros animais ou plantas, são fáceis de observar; mas, para parasitos e patógenos mais típicos, endêmicos, o movimento de um hospedeiro individual para uma população hospedeira oferece um imenso desafio.

12.6 A dinâmica de populações da infecção

Em princípio, os tipos de conclusões que foram tiradas no Capítulo 10, quanto à dinâmica de populações de predador-presa e as interações herbívoro-planta, podem ser estendidas para parasitos e hospedeiros. Os parasitos prejudicam hospedeiros individuais, que eles usam como um recurso. A maneira em que isso afeta suas populações varia com as densidades tanto de parasitos quanto de hospedeiros e com os detalhes da interação. Em especial, hospedeiros infectados e não-infectados têm possibilidade de exibir reações compensatórias que podem reduzir bastante os efeitos na população hospedeira como um todo. Teoricamente, pode ser prevista uma gama de conseqüências: graus variados de redução na densidade da população hospedeira, níveis variados de prevalência de parasitos e diferentes flutuações em abundância.

Com parasitos, entretanto, existem problemas particulares. Uma dificuldade é que parasitos freqüentemente causam uma redução na "saúde" ou "morbidez" do seu hospedeiro, em vez da sua morte imediata. Por isso, em geral é difícil separar os efeitos dos parasitos daqueles de outros fatores com os quais eles interagem (ver Seção 12.5). Um outro problema é que, mesmo quando parasitos causam uma morte, isso pode não ser óbvio sem um exame detalhado pós-morte (especialmente no caso de microparasitos). Além disso, os biólogos autodenominados parasitologistas tendiam no passado a estudar a biologia do seu parasito escolhido sem levar muito em consideração os efeitos nas populações hospedeiras como um todo, e os ecólogos tendiam a ignorar os parasitos. Fitopatologistas e parasitologistas médicos e veterinários, por sua vez, em geral estudam parasitos com conhecimento dos graves efeitos que caracteristicamente existem em densas e agregadas populações de hospedeiros, dedicando pouca atenção aos efeitos mais típicos de parasitos em populações de hospedeiros de "vida selvagem". A elucidação do papel de parasitos na dinâmica hospedeiro-população é um dos principais desafios da ecologia.

Aqui, iniciamos pela observação da dinâmica da infecção dentro de populações hospedeiras, sem considerar quaisquer efeitos possíveis na abundância de hospedeiros. Essa abordagem "epidemiológica" (Anderson, 1991) tem dominado especialmente o estudo de doenças humanas, em que geralmente se considera que a abundância total é determinada por um espectro integral de fatores e é, portanto, efetivamente independente da prevalência de qualquer infecção. A infecção apenas afeta a divisão dessa população nas seguintes classes: suscetível (não-infectada), infectada e outras. Assumimos, então, uma abordagem mais "ecológica", ao considerarmos os efeitos de parasitos na abundância de hospedeiros de uma maneira muito mais afim à convencional dinâmica predador-presa.

12.6.1 A taxa reprodutiva básica e o limiar de transmissão

R_0, a taxa reprodutiva básica

Em todos os estudos da dinâmica de populações de parasitos ou sobre a expansão da infecção, existem vários conceitos particularmente fundamentais. O primeiro é a *taxa reprodutiva básica*, R_0. Para microparasitos, uma vez que os hospedeiros infectados constituem a unidade de estudo, aquela é definida como o número médio de novas infecções que surgiram de um único hospedeiro infeccioso introduzido em uma população de hospedeiros suscetíveis. Para macroparasitos, é o número médio de descendentes, estabelecidos e reprodutivamente maduros, produzidos por um parasito maduro durante sua vida em uma população de hospedeiros não-infectados.

o limiar de transmissão

O *limiar de transmissão*, que deve ser cruzado se uma infecção se propaga, é, então, dado pela condição $R_0 = 1$. Uma infecção finalmente desaparecerá $R_0 < 1$ (cada infecção atual ou parasito leva a menos do que uma infecção ou parasito no futuro), mas se expandirá para $R_0 > 1$.

Insights sobre a dinâmica da infecção podem ser obtidos ao considerarmos os vários determinantes da taxa reprodutiva básica. A seguir, abordaremos com algum detalhe os microparasitos diretamente transmitidos e, após, trataremos de modo breve dos temas relacionados a microparasitos indiretamente transmitidos e a macroparasitos direta e indiretamente transmitidos.

12.6.2 Microparasitos diretamente transmitidos: R_0 e o tamanho populacional crítico

Para microparasitos com transmissão direta, dependente da densidade (ver Seção 12.4.3), pode-se dizer que R_0 aumenta com: (i) o período de tempo médio durante o qual um hospedeiro infectado permanece infeccioso, L; (ii) o número de indivíduos suscetíveis na população hospedeira, S, porque números maiores oferecem mais oportunidades para transmissão do parasito; e (iii) o coeficiente de transmissão, β (ver Seção 12.4.3). Portanto, de forma geral:

$$R_0 = S\beta L. \qquad (12.5)$$

Observe que, por esta definição, quanto maior o número de hospedeiros suscetíveis mais alta é a taxa reprodutiva básica da infecção (Anderson, 1982).

o tamanho populacional crítico...

O limiar de transmissão pode agora ser expresso em termos de um *tamanho populacional crítico*, S_T, em que:

$S_T = 1/(\beta L)$, pois $R_0 = 1$ no limiar. (12.6)

Em populações com números de suscetíveis inferiores a este, a infecção desaparecerá ($R_0 < 1$). Com números superiores a este, a infecção se expandirá ($R_0 > 1$). (S_T é muitas vezes referido como o tamanho crítico da comunidade, porque ele tem sido aplicado principalmente a "comunidades" humanas, o que pode gerar confusão em um contexto ecológico mais amplo.) Essas simples considerações nos permitem dar sentido a alguns padrões bem básicos na dinâmica da infecção (Anderson, 1982; Anderson e May, 1991).

Consideremos primeiro os tipos de população em que podemos esperar encontrar diferentes classes de infecção. Se os microparasitos são altamente infecciosos (βs grande) ou originam períodos longos de infecção (Ls grande), então eles terão valores de R_0 relativamente altos, mesmo em populações pequenas, e, por isso, serão capazes de persistir (S_T é pequeno). Inversamente, se os parasitos são de infectividade baixa ou têm períodos infecciosos curtos, eles terão valores de R_0 relativamente baixos e serão capazes de persistir apenas em populações grandes. Muitas infecções de vertebrados causadas por protozoários, e também algumas viroses, como a herpes, são persistentes dentro de hospedeiros individuais (L grande), muitas vezes porque a resposta imunológica a elas é ineficaz ou de vida curta. Muitas doenças de plantas, também, como a da raiz deformada, têm períodos muito longos de infecciosidade. Em cada caso, o tamanho crítico da população, portanto, é pequeno, explicando por que eles podem sobreviver endemicamente, mesmo em populações hospedeiras pequenas.

Por outro lado, as respostas imunológicas a muitas outras infecções humanas virais e bacterianas são suficientemente poderosas para garantir que elas sejam apenas transitórias em hospedeiros individuais (L pequeno), e elas com freqüência induzem imunidade duradoura. Assim, uma doença como o sarampo, por exemplo, tem um tamanho crítico da população de aproximadamente 300 mil indivíduos e é improvável que até recentemente tenha sido de grande importância na biologia humana. Entretanto, ela gerou importantes epidemias em cidades em crescimento do mundo industrializado nos séculos XVIII e XIX, e nas crescentes concentrações populacionais no mundo em desenvolvimento no século XX. Cerca de 900 mil óbitos motivados por infecção do sarampo ocorrem anualmente no mundo em desenvolvimento (Walsh, 1983).

12.6.3 Microparasitos diretamente transmitidos: a curva epidêmica

O valor de R_0 em si também está relacionado à natureza da curva epidêmica de uma infecção. Esta é a série de tempo seguinte à introdução do parasito em uma população de hospedeiros. Admitindo que existem hospedeiros suscetíveis suficientes para a invasão do parasito (isto é, o tamanho crítico da população, S_T, é ultrapassado), o crescimento inicial da epidemia será rápido, à medida que o parasito se move através da população de suscetíveis. Porém, à medida que esses hospedeiros suscetíveis morrem ou recuperam a imunidade, seu número, S, declinará e, logo, também R_0 (Equação 12.5). Por isso, a taxa de aparecimento de novos casos será mais lenta e, depois, diminuirá. E se S ficar abaixo de S_T e permanecer nesse ponto, a infecção desaparecerá – a epidemia terá terminado. A Figura 12.16 mostra dois exemplos de curvas epidêmicas: para a doença do legionário, na Espanha, e para a febre aftosa, no Reino Unido.

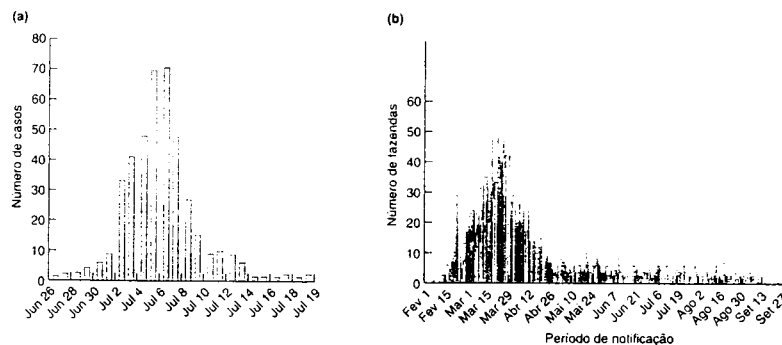



FIGURA 12.16 (a) Curva epidêmica para um surto da doença do legionário em Múrcia, sudeste da Espanha, em 2001 (segundo García-Fulgueiras *et al.*, 2003). (b) Curva epidêmica para um surto de febre aftosa (afetando principalmente bovinos e ovinos) no Reino Unido, em 2001. São mostrados os locais infectados (fazendas), desde que a infecção foi transmitida de fazenda para fazenda, e, uma vez infectadas, todos os animais que foram eliminados por fazenda (segundo Gibbens e Wilesmith, 2002).

Não é surpresa que, quanto mais alto o valor inicial de R_0, tanto mais rápida será a elevação da causa epidêmica. Todavia, isso também provocará uma eliminação mais rápida de hospedeiros suscetíveis da população e, como conseqüência, um final antecipado da epidemia: valores mais altos de R_0 tendem a originar curvas mais curtas e mais fechadas. Além disso, o desaparecimento total da infecção (ou seja, o fim da epidemia) depende muito da taxa com que suscetíveis novos se movem para a população ou estão nascendo nela, uma vez que isso determina por quanto tempo a população permanece abaixo de S_T. Se essa taxa for demasiado baixa, a epidemia simplesmente acabará. Porém, um ingresso suficientemente rápido de novos hospedeiros suscetíveis prolongaria a epidemia ou até permitiria que a infecção se estabelecesse endemicamente na população, após a epidemia inicial ter passado.

12.6.4 Microparasitos diretamente transmitidos: ciclos de infecção

Isso nos leva naturalmente a considerar os padrões a prazo mais longo na dinâmica de tipos diferentes de infecção endêmica. Conforme descrito, a imunidade induzida por muitas infecções bacterianas e virais reduz S, que reduz R_0, que, portanto, tende a levar a um declínio na incidência da própria infecção. Entretanto, no momento devido, e antes que a infecção desapareça totalmente da população, é provável o influxo de novos suscetíveis na população, um crescimento subseqüente de S e R_0, etc. Com tais infecções, há, portanto, acentuada tendência de gerar uma seqüência de "muitos suscetíveis (R_0 alta)", para "incidência alta", para "poucos suscetíveis" (R_0 baixa)", para "incidência baixa", para "muitos suscetíveis", etc. – exatamente como qualquer outro ciclo predador-presa. Isso, sem dúvida, fundamenta a incidência cíclica observada em muitas doenças humanas, com os comprimentos diferentes de ciclos refletindo as características diferentes das doenças: sarampo com picos a cada 1 ou 2 anos (Figura 12.17a), coqueluche a cada 3 a 4 anos (Figura 12.17b), difteria a cada 4 a 6 anos, etc (Anderson e May, 1991).

Há infecções que não induzem uma resposta imunológica efetiva; ao contrário, elas tendem a ser mais duradouras dentro de hospedeiros individuais, mas também não tendem a originar o mesmo tipo de flutuações em S e R_0. Desse modo, as infecções por protozoários, por exemplo, tendem a ser muito menos variáveis (menos cíclicas) em sua prevalência.

12.6.5 Microparasitos diretamente transmitidos: programas de imunização

O reconhecimento da importância dos tamanhos populacionais críticos também orienta programas de imunização, em que hospedeiros suscetíveis são convertidos em não-suscetíveis sem nunca terem ficado doentes (mostrando sintomas clínicos), geralmente mediante exposição a um patógeno morto ou atenuado. Os efeitos diretos aqui são óbvios: o organismo imunizado é protegido. Porém, pela redução do número de suscetíveis, tais programas também têm o efeito indireto de reduzir R_0. Na verdade, considerando nesses termos, o objetivo fundamental de um programa de imunização é claro – manter o número de suscetíveis abaixo de S_T, de modo que R_0 permaneça menor do que 1. Fazer isso significa proporcionar *imunidade à população*.

De fato, uma simples manipulação da Equação 12.5 origina uma fórmula para a proporção crítica da população, p_c, que necessita ser submetida ao programa, a fim de proporcionar imunidade (no máximo, reduzindo R_0 a um máximo de 1). Se definirmos S_0 como o mínimo típico de suscetíveis antes de qualquer imunização e observarmos que S_T é o número ainda suscetível (não-imunizado) logo que o programa para atingir $R_0 = 1$ se tornou integralmente estabelecido, então a proporção imunizada é:

$$p_c = 1 - (S_T / S_0) \qquad (12.7)$$

A fórmula para S_T é dada na Equação 12.6, e para S_0, da Equação 12.5, é simplesmente $R_0/\beta L$, em que R_0 é a

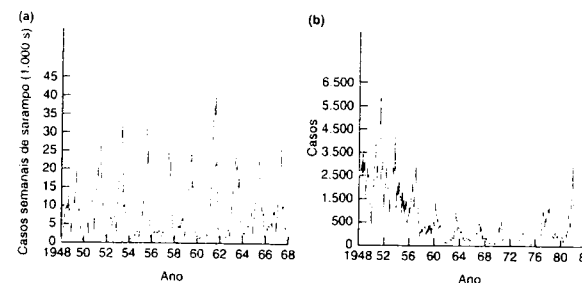



FIGURA 12.17 (a) Casos registrados de sarampo na Inglaterra e em Gales, de 1948 a 1968, antes da introdução de vacinação em massa. (b) Casos registrados de coqueluche na Inglaterra e em Gales, de 1948 a 1982. A vacinação em massa foi introduzida em 1956 (segundo Anderson e May, 1991).

taxa reprodutiva básica da infecção antes da imunização. Em conseqüência:

$$p_c = 1 - (1/R_0) \quad (12.8)$$

Isso reitera a afirmação que, para erradicar uma doença, não é necessário imunizar toda a população – apenas uma proporção suficiente para tornar R_0 inferior a 1. Além disso, mostra que essa proporção será mais alta quanto maior for a taxa reprodutiva básica "natural" da doença (sem imunização). Essa dependência geral de p_c em relação a R_0 é ilustrada na Figura 12.18, com os valores estimados de algumas doenças humanas nela indicadas. Observe que a varíola, a única doença em que a imunização parece ter levado à erradicação, apresenta valores de R_0 e p_c extraordinariamente baixos.

12.6.6 Microparasitos diretamente transmitidos: transmissão dependente da freqüência

Suponha, entretanto, que a transmissão é dependente da freqüência (ver Seção 12.4.3), como é provável acontecer com doenças sexualmente transmitidas, por exemplo, cuja transmissão ocorre após um indivíduo infectado "procurar" (ou ser procurado por) um indivíduo suscetível. Então, não há mais a mesma dependência do número de suscetíveis, e a taxa reprodutiva básica é simplesmente dada por:

$$R_0 = \beta' L \quad (12.9)$$

Aqui, aparentemente, não há tamanho limiar da população, e tais infecções, por isso, podem persistir, mesmo em populações extremamente pequenas (onde, em uma primeira aproximação, as chances de contato sexual para um hospedeiro infectado são as mesmas que em populações grandes).

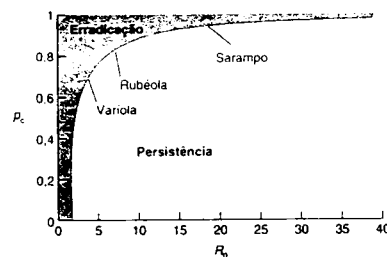



FIGURA 12.18 Dependência do nível crítico de cobertura de vacinação exigido para deter a transmissão, p_c, em relação à taxa reprodutiva básica, R_0, com valores para algumas doenças humanas comuns (segundo Anderson e May, 1991).

12.6.7 Patógenos de cultivos: macroparasitos considerados como microparasitos

A maior parte da fitopatologia tem-se ocupado com a dinâmica de doenças dentro dos cultivos e, por conseqüência, com a propagação de uma doença *dentro* de uma geração. Além disso, embora os fitopatógenos mais comumente estudados sejam macroparasitos, conforme definição anteriormente apresentada, eles em geral são tratados como microparasitos, em que a doença é monitorada com base em algum parâmetro de gravidade – com freqüência, a proporção da população infectada (isto é, a prevalência). A proporção afetada por lesões é referida como y_t, no tempo t; portanto, $(1 - y_t)$ é a proporção da população sem lesões e, assim, suscetível à infecção. Em geral, com os fitopatógenos é necessário considerar de forma explícita o período latente (duração p) entre o momento em que começa a lesão e o momento em que ela se torna infecciosa (formação de esporos), em cujo estado ela permanece por um período adicional l. Portanto, a proporção da população afetada por lesões *infecciosas* no tempo t é $(y_{t-p} - y_{t-p-l})$. Assim, a taxa de aumento na proporção de uma população vegetal afetada por lesões (Vanderplank, 1963; Zadoks e Schein, 1979; Gilligan, 1990) pode ser representada por:

$$dy_t/dt = D(1 - y_t)(y_{t-p} - y_{t-p-l}) \quad (12.10)$$

que é essencialmente uma formulação βSI, com D sendo a versão de um coeficiente de transmissão para o fitopatologista. Essa formulação dá origem a curvas em forma de S para a progressão da doença em um cultivo, as quais em geral se ajustam aos dados derivados de muitos sistemas cultivo-patógeno (Figura 12.19).

Na progressão de tais infecções, os fitopatologistas reconhecem três fases:

1. A fase "exponencial", quando ocorre a rápida aceleração da prevalência do parasito, embora raramente a doença seja detectável. Portanto, essa é a fase em que o controle químico seria mais efetivo, mas, na prática, este costuma ser aplicado na fase 2. Em geral, considera-se arbitrariamente que a fase exponencial termina quando $y = 0{,}05$; este é aproximadamente o nível de infecção da epidemia que uma pessoa não-especialista poderia detectar (o limiar de percepção).
2. A segunda fase, que se estende até $y = 0{,}5$. (Esta é, às vezes, inadequadamente denominada fase "logística", embora toda a curva seja logística.)
3. A fase terminal, que continua até que y se aproxime de 1. Nessa fase, o tratamento químico é virtualmente inútil – no entanto, é neste estágio que ocorre o maior dano à produção do cultivo.

Por outro lado, algumas doenças de cultivos não são transmitidas simplesmente por uma propagação passiva de partículas infecciosas de um hospedeiro para outro. Por exemplo, o fungo carvão-da-antera (*Ustilago violacea*) é propagado entre

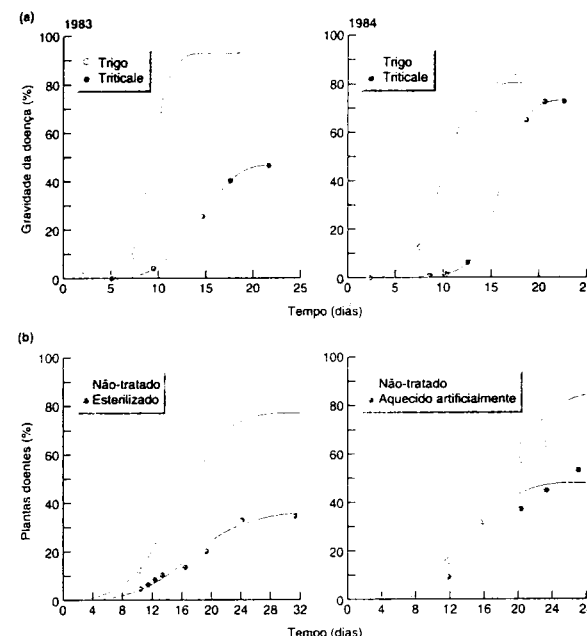



FIGURA 12.19 Curvas em "forma de S" da progressão de doenças em cultivos, a partir de um inóculo inicial até uma proporção assintótica da população total infectada. (a) *Puccinia recondita* atacando o trigo (cultivar Marrocos) e a triticale (derivada da hibridação do trigo e do centeio), em 1983 e 1984. (b) *Fusarium oxysporum* atacando tomateiros, em experimentos comparativos de solos não-tratados com solos esterilizados e solos não-tratados com solos aquecidos artificialmente (segundo Gilligan, 1990, onde podem ser encontrados as fontes de dados originais e os métodos empregados para o ajuste das curvas).

plantas hospedeiras de candelária branca, *Silene alba*, por insetos polinizadores, que ajustam suas distâncias de vôo para compensar mudanças na densidade da planta. Desse modo, a taxa de transmissão é efetivamente independente da densidade do hospedeiro (Figura 12.20a). No entanto, essa taxa decresce de maneira significativa com a proporção suscetível da população: a transmissão é dependente da freqüência (Figura 12.20b), favorecendo, como já vimos, a persistência da doença, mesmo em populações com baixa densidade. É evidente que se trata de mais um caso de transmissão dependente da freqüência em uma doença sexualmente transmitida – exceto que, nesse caso, o contato sexual é indireto, em vez de íntimo.

12.6.8 Outras classes de parasitos

Para os microparasitos que geralmente são propagados de um hospedeiro para outro mediante um vetor (em que o vetor não compensa as mudanças de densidade do hospedeiro, como no exemplo anterior), as características do ciclo de vida do hospedeiro e do vetor entram no cálculo de R_0. Em particular, o limiar de transmissão ($R_0 = 1$) depende de uma razão de densidades vetor:hospedeiro. Para que uma doença se estabeleça e se propague, a razão deve superar um nível crítico – portanto, as medidas de controle da doença são habitualmente dirigidas à redução dos números de vetores e só indiretamente ao parasito. Muitas doenças virais de cultivos, e doenças do homem e do gado transmitidas por vetores (malária, oncocercose, etc.), são mais controladas por inseticidas do que por produtos químicos destinados ao parasito; naturalmente, o controle de todas essas doenças depende de modo decisivo do conhecimento completo da ecologia do vetor.

A taxa reprodutiva efetiva de um macroparasito diretamente transmitido (sem hospedeiro intermediário) está diretamente relacionada com a duração de seu período reprodutivo no interior do hospedeiro (isto é, novamente L) e com sua taxa de reprodução (taxa de reprodução de estágios infecciosos). Ambos os fatores estão sujeitos às limitações impostas pela dependência da densidade, as quais podem surgir em decorrência da competição entre parasitos ou, muitas vezes, da resposta imunológica do hospedeiro (ver Seção 12.3.8). A intensidade desses dois fatores varia com a distribuição da população do parasito entre seus hospedeiros e, como já vimos, a agrega-

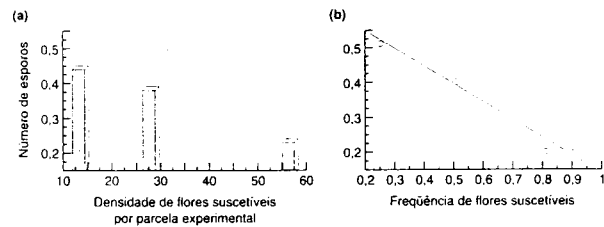



FIGURA 12.20 Transmissão dependente da freqüência de uma doença sexualmente transmitida. Número de esporos de *Ustilago violacea* depositados por flor de *Silene alba* [transformado segundo $\log_{10}(x + 1)$]; os esporos são transferidos por insetos polinizadores. (a) O número é independente da densidade de flores suscetíveis (saudáveis) nas parcelas experimentais ($P > 0{,}05$) (e mostra sinais de decréscimo com a densidade, em vez de aumento, talvez à medida que o número de polinizadores se torna limitante). (b) Entretanto, o número decresce com a freqüência de suscetíveis ($P = 0{,}015$) (segundo Antonovics e Alexander, 1992).

ção dos parasitos na condição mais comum. Isso significa que uma grande população de parasitos se encontra em densidades elevadas, em que as limitações são mais intensas e, sem dúvida, essa dependência tão fortemente controlada pela densidade ajuda a explicar a estabilidade observada na prevalência de muitas infecções de helmintos (como ancilóstomos e nematelmintos), mesmo diante de perturbações induzidas por mudanças climáticas ou intervenção humana (Anderson, 1982).

Os helmintos diretamente transmitidos, em sua maioria, têm uma enorme capacidade reprodutiva. Por exemplo, a fêmea do ancilóstomo *Necator*, parasito humano, produz cerca de 15 mil ovos por verme por dia, e o nematelminto *Ascaris* pode produzir diariamente mais de 200 mil ovos por verme. Portanto, as densidades limiares críticas para esses parasitos são muito baixas, e eles ocorrem e persistem endemicamente em populações humanas de baixa densidade, como as comunidades de caçadores-coletores.

A dependência da densidade dentro dos hospedeiros também desempenha um papel crucial na epidemiologia de macroparasitos indiretamente transmitidos, como os esquistossomos. Nesse caso, entretanto, as limitações reguladoras podem ocorrer em um ou em ambos os hospedeiros: a sobrevivência dos vermes adultos e a sua produção de ovos são influenciadas de uma maneira dependente da densidade no hospedeiro humano, mas a produção de estágios infecciosos no caracol (hospedeiro intermediário) é virtualmente independente do número de estágios infecciosos distintos que nele penetram. Assim, os níveis de prevalência dos esquistossomos tendem a ser estáveis e resistentes às perturbações de influências externas.

O limiar para a propagação da infecção depende diretamente da abundância tanto de seres humanos como de caracóis (isto é, um produto, em lugar da razão que era apropriada para os parasitos transmitidos por um vetor). Isso se dá porque a transmissão em ambas as direções se efetua mediante estágios infecciosos de vida livre. Assim, já que é inapropriado reduzir as densidades das populações humanas, a esquistossomíase com freqüência é controlada pela redução da densidade das populações de caracóis com moluscicidas, em uma tentativa de reduzir R_0 abaixo da unidade (o limiar de transmissão). A dificuldade dessa abordagem, entretanto, se deve à grande capacidade de reprodutiva dos caracóis, permitindo uma rápida recolonização de ambientes aquáticos quando cessa o tratamento com moluscicidas. Além disso, as limitações impostas pela baixa densidade das populações de caracóis são compensadas em grande medida pela longa expectativa de vida do parasito em humanos (L tem valor alto): a doença pode permanecer endêmica, a despeito das amplas flutuações na abundância dos caracóis.

12.6.9 Parasitos em metapopulações: sarampo

Como em outras áreas da ecologia, com a dinâmica hospedeiro-parasito, há um crescente reconhecimento, que as populações não podem ser vistas como algo homogêneo ou isolado. Mais exatamente, os hospedeiros em geral são distribuídos em uma série de subpopulações, ligadas entre si por dispersão, e que, juntas, constituem uma "metapopulação" (ver Seção 6.9). Assim, considerando o argumento (ver Seção 12.4.1) que cada hospedeiro sustenta uma subpopulação e uma população hospedeira sustenta uma metapopulação de parasitos, os sistemas hospedeiro-parasito são tipicamente metapopulações de metapopulações.

Tal perspectiva muda imediatamente nossa visão do que é exigido de uma população hospedeira se ela tiver de sustentar uma população persistente de parasitos. Isso ficou evidente a partir de uma análise da dinâmica do sarampo em 60 cidades na Inglaterra e em Gales, de 1944 a 1994: 60 subpopulações, compondo uma metapopulação global (Figura 12.21) (Grenfell e Harwood, 1997). Considerada globalmente, a metapopulação exibiu ciclos regulares no número de casos de sarampo, e essa doença esteve sempre presente (Figura 12.21a), ao menos antes da vacinação em massa (por volta de 1968). Porém, entre as subpopulações individuais, somente as muito

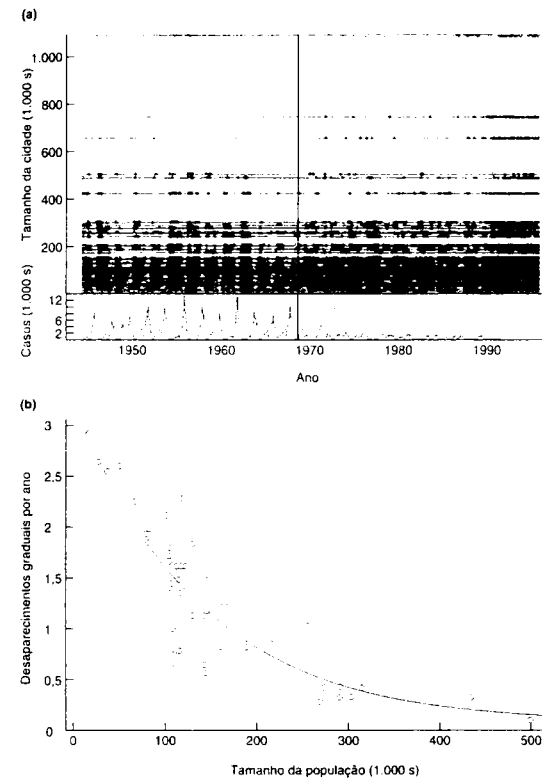



FIGURA 12.21 (a) As notificações semanais do sarampo para 60 cidades na Inglaterra e em Gales, combinadas, são apresentadas abaixo, para o período de 1944-1994. A linha vertical indica o início da vacinação em massa, por volta de 1968. Os dados para as cidades individualmente (tamanho da cidade no eixo vertical) são exibidos acima, como um ponto para cada semana sem uma notificação do sarampo. (b) Persistência do sarampo nessas cidades no período pré-vacinação (1944-1967), em função do tamanho populacional. A medida de persistência é inversa ao número de "desaparecimentos graduais" por ano, sendo o desaparecimento gradual aqui definido como um período de três semanas ou mais sem notificação, para considerar os casos não-registrados (segundo Grenfell e Harwood, 1997).

maiores não ficaram sujeitas ao freqüente "desaparecimento gradual estocástico" (*stochastic fade-out*) (desaparecimento da doença, quando alguns indivíduos infecciosos remanescentes não conseguem transmiti-la), em especial durante as depressões do ciclo: a idéia de um tamanho populacional crítico, de aproximadamente 300 mil a 500 mil é, por isso, bem-fundamentada (Figura 12.21b). Desse modo, em uma metapopulação considerada globalmente, os padrões de dinâmica podem ser evidentes, e a persistência pode ser previsível. Todavia, é provável que, em subpopulações individuais, em especial se elas são pequenas, os padrões sejam bem menos claros. O conjunto de dados sobre o sarampo é incomum, comparando com a informação que temos para metapopulações e subpopulações individuais. Em muitos outros casos, é bem provável que o princípio seja similar, mas dispomos de dados apenas para a metapopulação (e não é estimado o número de desaparecimentos graduais em partes menores dela) ou para uma subpopulação (e não são consideradas as ligações a outras subpopulações dentro da metapopulação maior).

12.7 Parasitos e a dinâmica de populações de hospedeiros

Uma questão-chave e não-resolvida em ecologia de populações é sobre o papel, se houver algum, desempenhado por parasitos e patógenos na dinâmica de seus hospedeiros. Existem dados (ver Seção 12.5) mostrando que os parasitos podem afetar características dos hospedeiros de importância demográfica (taxas de natalidade e mortalidade), embora tais dados sejam relativamente incomuns; e existem modelos matemáticos mostrando que os parasitos têm o *potencial* de exercer um impacto importante na dinâmica de seus hospedeiros. Porém, chegou-se a esse ponto antes de uma etapa de consistência suficiente para demonstrar que as di-

nâmicas são de fato afetadas. Existem, certamente, casos em que o parasito ou o patógeno parece reduzir o tamanho populacional de seu hospedeiro, por exemplo. O uso corrente e intensivo de *sprays*, injeções e medicamentos nas práticas agrícola e veterinária atesta a perda de produção induzida por doença que resultaria na sua ausência. Conjuntos de dados de ambientes controlados em laboratório também estão disponíveis há muitos anos (Figura 12.22). Entretanto, uma boa evidência de populações naturais é muito rara. Mesmo quando um parasito ocorre em uma população e não em outra, a população livre de parasito está destinada a viver em um ambiente distinto daquele da população infectada; e é provável que também seja infectada com algum outro parasito ausente ou de prevalência baixa na primeira população. Todavia, como vimos, existem conjuntos de dados de campo em que um parasito está fortemente envolvido na dinâmica detalhada do seu hospedeiro, seja como resultado de manipulações em escala de campo ou mediante o uso de dados sobre os efeitos de parasitos em hospedeiros individuais, a fim de "parametrizar" modelos matemáticos que podem então ser comparados com dados de campo.

12.7.1 Dinâmica do hospedeiro acoplada (interativa) ou modificada?

Primeiramente, uma questão importante, mesmo quando um efeito de um parasito na dinâmica do hospedeiro tenha sido demonstrado, é se o hospedeiro e o parasito interagem, de forma que suas dinâmicas sejam acopladas da maneira geralmente considerada para ciclos "predador-presa", ou se o parasito simplesmente modifica a dinâmica subjacente do hospedeiro, sem que haja qualquer *feedback* detectável entre as dinâmicas do hospedeiro e do parasito, e, portanto, sem qualquer *interação* efetiva entre os dois. Essa questão é ilustrada pelos dados mostrados na Figura 12.23 para a mariposa de alimentos armazenados *Plodia interpunctella* e seu granulovírus (PiGV) (mencionados brevemente na Seção 10.2.5). A diferença nas dinâmicas do hospedeiro na presença e na ausência do vírus é apenas sutil (Figura 12.23a, c), e, para tentar compreendê-la é necessário uma análise estatística detalhada. De maneira simplificada, se as dinâmicas dos hospedeiros em populações infectadas são movidas por uma interação entre *Plodia* e PiGV, a "dimensionalidade" dessas dinâmicas (essencialmente, a complexidade do modelo estatístico exigido para descrevê-las) seria maior do que as populações não-infectadas. De fato, embora a fecundidade do hospedeiro seja reduzida, o seu desenvolvimento retardado pelo vírus e a sua abundância mais variável, a dimensionalidade da dinâmica ficou inalterada (Figura 12.23d): o vírus modulou as taxas vitais do hospedeiro, mas não interagiu com ele, nem alterou a natureza subjacente da sua dinâmica (Bjørnstad *et al.*, 2001). Ao contrário, quando *Plodia* interagiu com um outro inimigo natural, o parasitóide *Venturia canescens*, o padrão básico dos "ciclos de geração" (ver Seção 10.2.4) permaneceu intacto, mas a dimensionalidade dinâmica do hospedeiro foi significativamente aumentada (da dimensão 3 para 5): o hospedeiro e o parasito interagiram.

FIGURA 12.22 Depressão do tamanho de uma população do besouro-da-farinha, *Tribolium castaneum*, infectada pelo protozoário parasito *Adelina triboli*. ■ = não-infectada; ▲ = infectada (segundo Park, 1948).

FIGURA 12.23 Dinâmica da mariposa hospedeira, *Plodia interpunctella*. (a) (———) sozinha, na presença do parasitóide *Venturia canescens* (b) (- - ———) e (c) na presença do granulovírus *Plodia interpunctella* (- - - - - - -). As séries mostram réplicas representativas (uma de três) de cada tratamento, para as primeiras 90 semanas do experimento. (d) Estimativa da dimensionalidade ou "ordem" da dependência da densidade da dinâmica, para cada tratamento (todas as réplicas), que pode aumentar conforme o número de elementos interagindo no sistema. Quanto mais baixo o valor de ΔCV, melhor o "ajuste": as barras do erro representam 1 EP. As ordens melhor ajustadas (circundadas) são 3 para o hospedeiro sozinho (Pi) e o hospedeiro na presença do vírus (Pi[GV]), mas 5 para o hospedeiro na presença do parasitóide (Pi[Vc]) e 5 também para o parasitóide ao qual ele está acoplado (Vc[Pi]) (segundo Bjornstad *et al.*, 2001).

12.7.2 Galo-selvagem-vermelho e nematódeos

Nesta seção, enfocaremos o galo-selvagem-vermelho – de interesse, por tratar-se de uma ave caçada por "esporte" e, portanto, objeto da reivindicação de proprietários de terra ingleses, que buscam o direito de realizar tal prática. Além disso, é uma outra espécie que freqüentemente exibe ciclos regulares de abundância (Figura 12.24a). As causas subjacentes desses ciclos têm sido disputadas (Hudson *et al.*, 1998; Lambin *et al.*, 1999; Mougeot *et al.*, 2003), mas um mecanismo que vem recebendo forte apoio é a influência do nematódeo parasito *Trichostrongylus tenuis*, que ocupa o ceco (parte do intestino) da ave, reduzindo a sua sobrevivência e o seu desempenho reprodutivo (Figura 12.24b, c).

A Figura 12.25 mostra um modelo para esse tipo de interação hospedeiro-macroparasito. Sua análise sugere que os ciclos regulares de abundância de hospedeiro e de número médio de parasitos por hospedeiro serão gerados se:

$$\delta > \alpha k \qquad (12.11)$$

Em que δ é a redução da fecundidade do hospedeiro induzida pelo parasito (dependência da densidade relativamente retardada: desestabilizando), α é a taxa de mortalidade do hospedeiro induzida pelo parasito (dependência da densidade relativamente direta: estabilizando) e k é o "parâmetro de agregação" para a distribuição binomial negativa (assumida) de parasitos entre hospedeiros. Os ciclos surgem quando os efeitos desestabilizadores da fecundidade reduzida superam os efeitos estabilizadores do aumento da mortalidade e da agregação de parasitos (propiciando um "refúgio parcial" para os hospedeiros) (ver Capítulo 10). Dados de um estudo sobre ciclos de populações, no norte da Inglaterra, indicam que essa condição é realmente satisfeita. Por outro lado, as populações de galo-selvagem que não conseguem exibir ciclos regulares ou só os exibem muito esporadicamente com freqüência são aquelas em que os nematódeos não podem se estabelecer (S_T excede a abundância típica do hospedeiro) (Dobson e Hudson, 1992; Hudson *et al.*, 1992 b).

Tais resultados, obtidos a partir de modelos, sustentam um papel para os parasitos nos ciclos do galo-selvagem, mas são insuficientes como um tipo de "prova" que pode surgir de um experimento controlado. Uma simples modificação do modelo na Figura 12.25, no entanto, prevê que, se uma proporção suficiente (20%) da população fosse tratada contra nematódeos com um antelmíntico, os ciclos desapareceriam. Isso estabelece o cenário para uma manipulação experimental em escala de campo, delineada para testar o papel do parasito (Hudson *et al.*, 1998). Em duas populações, os galos-selvagens foram tratados com antelmínticos nos anos em que se esperavam duas quedas sucessivas da população; em outras duas, os galos-selvagens foram tratados apenas no ano em que se esperava uma queda; outras duas populações foram monitoradas como controles não-manipulados. A abundância de galos-vermelhos foi medida pelos "registros de caça": o número de animais abatidos. Fica claro que o antelmíntico tem um efeito no experimento (Figura 12.24d) e, por isso, é igualmente claro que os parasitos em geral têm um efeito: ou seja, os parasitos afetaram a dinâmica dos hospedeiros. A natureza precisa do efeito, entretanto, continua sendo motivo de controvérsia. Para Hudson e colaboradores, o experimento demonstrou que os parasitos foram "necessários e suficientes" para os ciclos dos hospedeiros. Outros estudiosos consideraram que a demonstração do experimento não foi alcançada e sugeriram, por exemplo, que os ciclos podem ter sido reduzidos em amplitude, e não eliminados, especialmente quando os números muito baixos em geral "observados" em uma depressão (1 na sua escala logarítmica equivale a zero) são o resultado da ausência de abate quando a abundância é baixa (Lambi *et al.*, 1999; Tompkins e Begon, 1999). Por outro lado, tal controvérsia não deveria ser vista como uma diminuição da importância de experimentos em escala de campo, na investigação dos papéis de parasitos na dinâmica de populações de hospedeiros – nem, na verdade, os papéis de outros fatores. Por exemplo, uma subseqüente manipulação de campo apoiou a hipótese alternativa de que os ciclos do galo-selvagem-vermelho resultam de mudanças na agressividade (dependentes da densidade) e do comportamento territorial de machos (Mougeot *et al.*, 2003). Esse sistema é novamente examinado na discussão geral de ciclos, na Seção 14.6.2.

12.7.3 Rena de Svarlbard e nematódeos

Nesta seção, permanecemos com nematódeos, mas mudamos para um mamífero, a rena de Svarlbard (*Rangifer tarandus platyrynchus*), na ilha de Svarlbard (Spitzbergen), norte da Noruega (Albon *et al.*, 2002). O sistema é atrativo, pela sua simplicidade (os efeitos podem ser visíveis, isentos de fatores complicadores): (i) não há mamíferos herbívoros competindo com a rena por alimento; (ii) não há mamíferos predadores; (iii) a comunidade de parasitos da rena é muito simples, dominada por dois nematódeos gastrintestinais, nenhum dos quais hospedeiro alternativo, e apenas um, *Ostertagia gruehneri*, apresenta um efeito patogênico demonstrável.

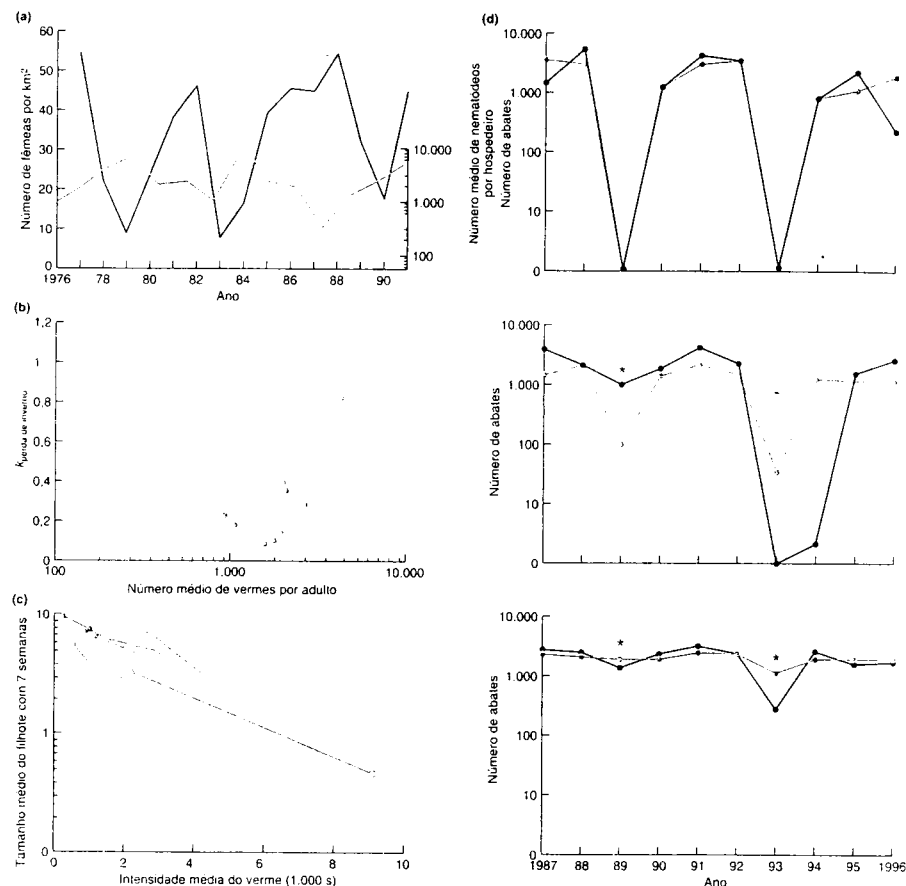



FIGURA 12.24 (a) Ciclos regulares da abundância (fêmeas reprodutoras por km²) do galo-selvagem-vermelho (———) e do número médio de nematódeos, *Trichostrongylus tenuis*, por hospedeiro ( ), em Gunnerside, Reino Unido. (b) *Trichostrongylus tenuis* reduz a sobrevivência do galo-selvagem-vermelho: em 10 anos (1980-1989), aumentou significativamente ($P < 0{,}05$) com o número médio de vermes por adulto. (c) *T. tenuis* reduz a fecundidade do galo-selvagem-vermelho: em cada um de oito anos, fêmeas tratadas com uma droga para matar nematódeos (; representando valores médios) tiveram menos vermes e filhotes maiores (com 7 semanas) do que fêmeas não-tratadas ( ). ([a-c] segundo Dobson e Hudson, 1992; Hudson *et al.*, 1992). (d) Mudanças populacionais do galo-selvagem-vermelho, representadas por meio de registros de caça em dois locais-controle (acima), duas populações com um tratamento cada contra nematódeos (meio) e duas populações com dois tratamentos cada (abaixo). Os asteriscos representam os anos de tratamento, quando as cargas de vermes em galos-selvagens adultos foram reduzidas por um antelmíntico (segundo Hudson *et al.*, 1998).

Por um período de seis anos, as renas foram tratadas com um anti-helmíntico em cada primavera (abril), sendo registrados os efeitos deste tratamento nas taxas de prenhez um ano após, bem como na subseqüente produção de filhotes. A infecção pareceu não ter qualquer efeito na sobrevivência, mas as fêmeas não-tratadas (isto é, infectadas) apresentaram taxas de prenhez significativamente mais baixas, conforme acompanhamento da variação a cada ano ($X^2_1 = 4{,}92$, $P = 0{,}03$; Figura 12.26a), um efeito que foi mantido nos dados da produção de filhotes. A dimensão desse efeito cresceu significativamente com aumentos na abundância dos nematódeos no outono anterior ($F_{1,4} = 52{,}9$, $P = 0{,}002$; Figura 12.26b).

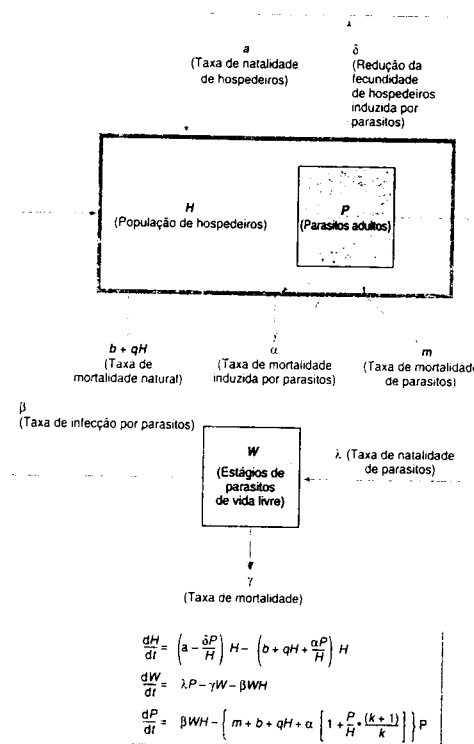



FIGURA 12.25 Diagrama de fluxo (acima) representando a dinâmica de uma infecção por macroparasito, como o nematódeo *Trichostrongylus tenuis*, no galo-selvagem-vermelho, em que o parasito tem estágios infecciosos de vida livre; e as equações do modelo (abaixo) que descrevem a dinâmica. Pela ordem, as equações descrevem: (i) o aumento de hospedeiros (H) como resultado da natalidade (dependente da densidade) (que, entretanto, é reduzida a uma taxa dependente do número médio de parasitos por hospedeiro, P/H), e sua diminuição como resultado da mortalidade, tanto natural (dependente da densidade) quanto induzida pelo parasito (novamente dependente de P/H); (ii) estágios de parasitos de vida livre (W) aumentando, por serem produzidos por parasitos em hospedeiros infectados, e sua diminuição, como resultado da mortalidade e do consumo por hospedeiros; e (iii) aumento de parasitos dentro de hospedeiros (P), por serem consumidos por hospedeiros, e sua diminuição, como conseqüência da própria mortalidade dentro de hospedeiros, da mortalidade natural dos próprios hospedeiros e da mortalidade de hospedeiros induzida por doença. Este termo final é dependente da distribuição do parasito entre hospedeiros – nesse caso, seguindo uma distribuição binomial negativa (assumida), parâmetro k, e que fica incorporada mediante a expressão entre colchetes (segundo Anderson e May, 1978; Dobson e Hudson, 1992).

Além disso, a abundância dos nematódeos foi significativa e positivamente relacionada com a densidade de renas nos dois anos anteriores (Figura 12.26c). Portanto, aumentos na abundância dos hospedeiros parecem levar (após um retardo) a aumentos na abundância dos parasitos; aumentos na abundância dos parasitos parecem determinar (após um retardo mais longo) reduções na fecundidade dos hospedeiros, e estas claramente têm o potencial de provocar reduções na abundância dos hospedeiros.

Para saber se esse ciclo foi completado, de tal modo que o parasito tenha regulado a abundância de renas, essas diferentes relações, juntamente com outras, foram utilizadas como valores paramétricos em um modelo de interação rena-nematódeo. Os resultados são mostrados na Figura 12.26d. Três conseqüências são possíveis: a população de renas é levada à extinção, ou mostra crescimento exponencial ilimitado, ou é regulada para os números por quilômetro quadrado mostrados na figura. De maneira animadora, dentro das amplitudes observadas de sobrevivência de filhotes e adultos de renas, o modelo prevê densidades de renas muito próximas daquelas observadas (cerca de 1 a 3 km^{-2}). Na ausência de um efeito do nematódeo na produção de filhotes, o modelo prevê crescimento ilimitado. Assim, juntos, experimentos e observações de campo, e um modelo matemático, fornecem um apoio poderoso para o papel dos nematódeos na dinâmica da rena de Svarlbard.

12.7.4 Raposas vermelhas e raiva

A raiva é uma doença viral de vertebrados, incluindo os seres humanos, diretamente transmitida, que ataca o sistema nervoso central. Ela é temida tanto pelos sintomas desagradáveis como pela elevada probabilidade de morte que ocasiona. Na Europa, recentemente, o foco de interesse tem sido a interação entre a raiva e a raposa vermelha (*Vulpes vulpes*). Desde 1940, propaga-se uma epidemia nas raposas, que se expande

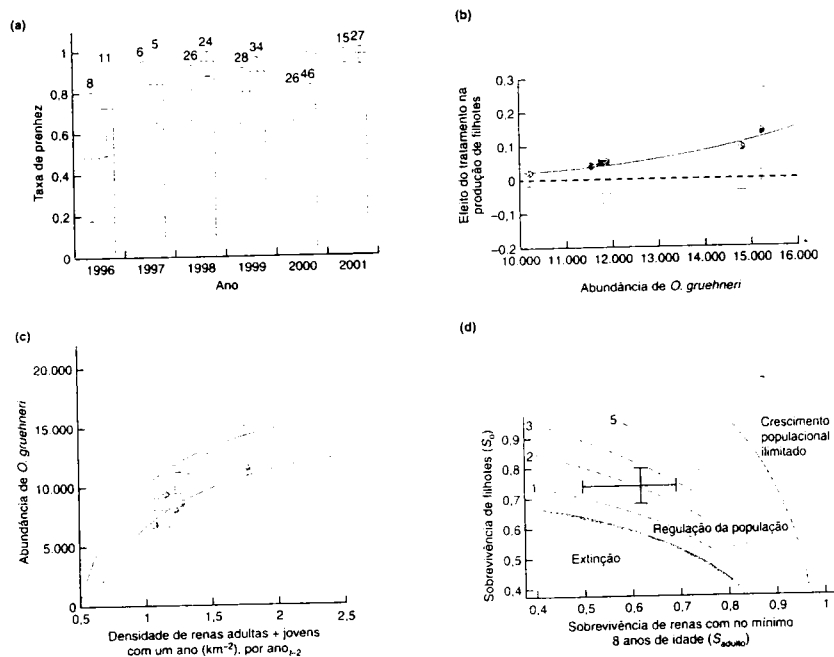



FIGURA 12.26 (a) Taxa de prenhez estimada, em abril-maio, em renas-controles (barras brancas) e tratadas com antelmínticos 12 meses antes (barras marrons). Os números sobre as barras indicam o tamanho da amostra de animais com *status* de prenhez determinado. (b) Diferença na produção de filhotes de renas tratadas com antelmínticos no período de abril-maio anterior e controles, em relação à abundância estimada de *Ostertagia gruehneri* em outubro. (c) Abundância estimada de *O. gruehneri* em outubro, em relação (regressão curvilínea) à densidade de verão, de renas adultas e com um ano, de 2 anos anteriores, em dois locais: Colesdalen (●) e Sassendalen ( ). Os erros-padrão (a-c) representam limites de confiança das estimativas de 95%. (d) Resumo do rendimento a partir de um modelo da dinâmica de populações da rena de Svalbard, usando a amplitude de possíveis valores de sobrevivência anual de filhotes e de sobrevivência de renas com no mínimo oito anos de idade. As linhas contínuas estabelecem os limites do parâmetro espaço, onde a população de hospedeiros torna-se extinta ou é regulada ou exibe crescimento ilimitado. As linhas tracejadas estabelecem a combinação de valores do parâmetro na zona de regulação, que representa uma média da densidade populacional (de adultos + jovens com um ano) de 1, 2, 3 e 5 renas por km². As barras cruzadas indicam amplitudes de valores estimados (segundo Albon *et al.*, 2002).

para o oeste e o sul a partir da fronteira russo-polonesa. Embora a ameaça direta para os humanos seja quase insignificante, existe uma transmissão de raiva economicamente significativa, das raposas para os bovinos e os ovinos. As autoridades da Grã-Bretanha estão especialmente preocupadas com a raiva, pois, embora a doença ainda não tenha atravessado o Canal da Mancha, há um forte desejo em eliminá-la a partir da sua procedência no continente europeu (Pastoret e Brochier, 1999). Nesse caso, primeiramente usamos um modelo para captar a dinâmica hospedeiro-patógeno no campo (e, assim, dar credibilidade ao modelo) e então questionamos se essa dinâmica pode ser efetivamente manipulada. Isto é: conhecemos suficientemente a dinâmica de populações de raposa-raiva, para sugerir o limite de propagação da doença em que poderiam ser tomadas medidas preventivas e como ela poderia ser eliminada onde já existe?

A Figura 12.27 mostra um modelo simples da dinâmica raposa-raiva. Esse modelo parece captar com sucesso a essência da interação, pois, com valores para os diversos parâmetros biológicos tomados de dados de campo, ele prevê ciclos regulares de abundância das raposas e da prevalência da raiva, com duração de aproximadamente quatro anos – exatamente a mesma duração constatada em algumas áreas onde a raiva está estabelecida (Anderson *et al.*, 1981).

Existem dois métodos que possuem uma chance real de controlar a raiva em raposas. O primeiro consiste em matar de maneira continuada um certo número de raposas, de modo a manter a sua abundância abaixo do limiar de transmissão da

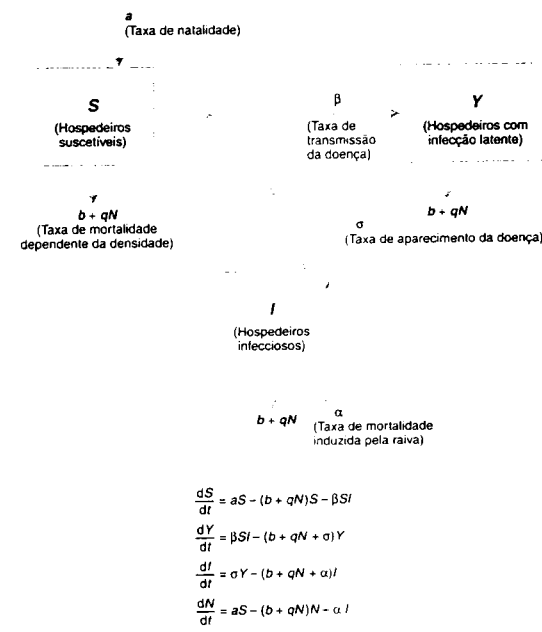



FIGURA 12.27 Diagrama de fluxo (acima), representando a dinâmica da infecção da raiva em hospedeiro vertebrado (como a raposa) e as equações do modelo (abaixo) que descrevem a dinâmica. Pela ordem, as equações descrevem: (i) aumento de hospedeiros suscetíveis (S), como resultado da natalidade (dependente da densidade) apenas da classe de suscetíveis, e sua diminuição tanto em conseqüência de mortalidade natural (dependente da densidade) como por tornarem-se infectados mediante contato com hospedeiros infecciosos; (ii) aumento de hospedeiros com infecção latente (não-infecciosos) (Y), como resultado da infecção de suscetíveis, e sua diminuição tanto em conseqüência de mortalidade natural (dependente da densidade) como por sua conversão em hospedeiros infecciosos (à medida que a raiva aparece); e (iii) aumento de hospedeiros infecciosos (I), resultante do desenvolvimento da doença em hospedeiros com infecção latente, e sua diminuição em conseqüência de mortalidade natural e de mortalidade induzida pela doença. Por fim, a equação para a população total de hospedeiros ($N = S + Y + I$) é derivada da soma das equações para S, Y e I (segundo Anderson *et al.*, 1981).

raiva. O modelo sugere que esse limiar se encontra próximo a uma densidade de 1 por km², o que é uma informação de grande valia, dada a credibilidade do modelo pela sua capacidade de recriar a dinâmica observada. Conforme a discussão mais aprofundada do Capítulo 15 (no contexto da exploração), o problema desse tipo de abates seletivos repetidos é que, com a redução da densidade, se atenua a pressão da competição intra-específica, provocando aumentos das taxas de natalidade e declínios das taxas de mortalidade natural. Assim, o abate torna-se rapidamente mais problemático quanto maior é a discrepância entre a densidade normal e a densidade-alvo (neste caso, 1 km⁻²). Portanto, o abate pode ser exeqüível com densidades naturais de aproximadamente apenas 2 km⁻². No entanto, uma vez que as densidades na Grã-Bretanha, por exemplo, muitas vezes apresentam um valor médio de 5 km⁻² e podem chegar a 50 km⁻² em algumas áreas urbanas, abates de uma intensidade suficiente em geral serão inalcançáveis.

O segundo método potencial de controle é a vacinação – neste caso, a colocação de vacina oral em iscas que sejam atraentes para as raposas. Esse método pode ser aplicado a cerca de 80% de uma população de raposas. Isso é suficiente? A fórmula para a resposta já foi fornecida na equação 12.7, cuja aplicação sugere que a vacinação teria sucesso para densidades naturais de raposas de até 5 km⁻². Portanto, a vacinação seria bem-sucedida, por exemplo, em grande parte da Grã-Bretanha, mas ofereceria pouca esperança de controle em muitas áreas urbanas. Na realidade, mais de 20 anos após o desenvolvimento do modelo apresentado na Figura 12.27, a raiva ainda não se propagou para a Grã-Bretanha, e o uso de vacinas orais cada vez mais aperfeiçoadas parece ter detido a sua propagação na Europa e até mesmo eliminado-a na Bélgica, em Luxemburgo e em grande parte da França (Pastoret e Brochier, 1999).

12.3 Coevolução de parasitos e seus hospedeiros

Pode parecer que os parasitos em uma população sempre sejam selecionados para a evolução de hospedeiros mais resistentes, que, por sua vez, são selecionados para parasitos mais infecciosos: uma clássica corrida armamentista coevolutiva. Na realidade, o processo não é necessariamente tão direto, embora certamente

existam exemplos em que o hospedeiro pressiona a evolução do parasito e vice-versa. Um dos exemplos mais marcantes envolve o coelho e o vírus do mixoma, que causa a mixomatose. O vírus se originou no coelho selvagem da América do Sul, *Sylvilagus brasiliensis*, para o qual a doença é branda e raramente mortal. Entretanto, esse vírus geralmente é fatal quando infecta o coelho europeu (*Oryctolagus cuniculus*). Em um dos exemplos mais importantes sobre o controle biológico de uma praga, o vírus do mixoma foi introduzido na Austrália, na década de 1950, para controlar o coelho europeu, que se tornara uma praga em áreas de pastejo. A doença se propagou rapidamente em 1950-1951, e as populações de coelhos sofreram uma drástica redução – mais de 90%, em alguns locais. Ao mesmo tempo, o vírus foi introduzido na Inglaterra e na França, onde também ocorreram enormes reduções de populações de coelhos. As mudanças evolutivas que ocorreram na Austrália foram acompanhadas detalhadamente por Fenner e colaboradores (Fenner e Ratcliffe, 1965; Fenner, 1983), que tiveram a brilhante percepção ao estabelecer as linhas genéticas de base das cepas tanto dos coelhos como do vírus. Eles utilizaram essas cepas para medir mudanças subseqüentes na virulência do vírus e na resistência do hospedeiro, à medida que evoluíam no campo.

Quando a doença foi introduzida inicialmente na Austrália, ela matou mais de 99% dos coelhos infectados. Esse "caso de mortalidade" caiu para 90% dentro de um ano e depois declinou ainda mais (Fenner e Ratcliffe, 1965). A virulência de isolados do vírus amostrados no campo foi classificada de acordo com o tempo de sobrevivência e a taxa de mortalidade de coelhos-controle. O vírus original, altamente virulento (1950-1951), recebeu grau I e foi o que matou 99% dos coelhos infectados em laboratório. Em 1952, a maioria dos vírus isolados do campo recebeu graus III e IV, menos virulentos. Ao mesmo tempo, aumentou a resistência da população de coelhos no campo. Quando injetados com uma cepa de vírus de grau III, as amostras de campo em 1950 e 1951 revelaram uma mortalidade de coelhos de quase 90%, que diminuiu para menos de 30% em apenas oito anos (Marshall e Douglas, 1961) (Figura 12.28).

É fácil compreender a evolução da resistência no coelho europeu: os coelhos resistentes são favorecidos pela seleção natural na presença do vírus do mixoma. A situação do vírus, no entanto, é mais sutil. O contraste entre a virulência do vírus do mixoma no coelho europeu e sua falta de virulência no hospedeiro americano com o qual ele co-evoluiu, combinado com a atenuação da sua virulência na Austrália e na Europa após sua introdução, ajusta-se à visão comumente defendida de que os parasitos evoluíram para tornarem-se benignos para os seus hospedeiros: com isso, os hospedeiros são preservados e, assim, os hábitats dos parasitos são mantidos. Essa visão, no entanto, é completamente errada. Os parasitos favorecidos pela seleção natural são os de maior valor adaptativo (de maneira geral, maior taxa reprodutiva). Às vezes, isso é obtido mediante um declínio da virulência, mas às vezes, não.

O vírus do mixoma nasce no sangue e é transmitido de hospedeiro para hospedeiro por insetos vetores hematófagos. Na Austrália, nos primeiros 20 anos após sua introdução, os vetores principais foram mosquitos (em especial *Anopheles annulipes*) que se alimentam somente em hospedeiros vivos. O problema dos vírus dos graus I e II é que, por matarem o hospedeiro tão rapidamente, há apenas um período muito curto em que o mosquito pode transmiti-los. Uma transmissão efetiva pode ser possível com densidades muito altas de hospedeiros, mas ela não é mais possível logo que as densidades

FIGURA 12.28 (a) Porcentagens em que diferentes graus do vírus mixoma foram encontrados em populações selvagens de coelhos na Austrália, em épocas diversas, de 1950 a 1981. O grau I é o mais virulento (segundo Fenner, 1983). (b) Dados semelhantes para populações selvagens de coelhos na Grã-Bretanha, de 1953 a 1980 (segundo May e Anderson, 1983; de Fenner, 1983).

declinam. Portanto, houve seleção contra os graus I e II e a favor de graus menos virulentos, dando origem a períodos mais longos de infecciosidade do hospedeiro. Na outra extremidade da escala de virulência, contudo, os mosquitos são transmissores improváveis do grau V do vírus, porque este produz partículas muito pouco infecciosas na pele do hospedeiro que possam contaminar as peças bucais do vetor. A situação complicou-se no final da década de 1960, quando um vetor alternativo da doença, a pulga-do-coelho, *Spilopsyllus cuniculi* (o principal vetor na Inglaterra), foi introduzido na Austrália. Existe alguma evidência de que as cepas mais virulentas do vírus podem ser favorecidas quando a pulga é o vetor principal (ver discussão em Dwyer *et al.*, 1990).

No geral, então, houve seleção no sistema coelho-mixomatose, não por decréscimo da virulência, mas por *aumento da transmissibilidade* (e, portanto, aumento do valor adaptativo) – que acontece para que esse sistema seja maximizado em graus intermediários de virulência. Muitos parasitos de insetos contam com a morte do seu hospedeiro para a transmissão efetiva. Nesse caso, a virulência muito alta é favorecida. Em outros casos, ainda, a seleção natural atuando sobre parasitos tem favorecido claramente a virulência muito baixa: por exemplo, o vírus do herpes simples em humanos pode causar dano muito pouco palpável ao seu hospedeiro, mas efetivamente provoca infecção permanente. Esses detalhes refletem diferenças nas ecologias subjacentes de hospedeiros-parasitos, mas o que os exemplos têm em comum é que houve evolução na direção do aumento do valor adaptativo (*fitness*) do parasito.

Em outros casos, a coevolução é definitivamente mais antagônica: aumento da resistência no hospedeiro e aumento da infecciosidade no parasito. Um exemplo clássico é a interação entre plantas de interesse agrícola e seus patógenos (Burdon, 1987), embora neste caso os hospedeiros resistentes com freqüência sejam introduzidos por intervenção humana. Pode haver até mesmo um antagonismo gene-a-gene, com um alelo de virulência particular no patógeno, que, por sua vez, é selecionado para outros alelos diferentes do alelo original no patógeno, e assim por diante. Além disso, essa coevolução pode originar polimorfismo no parasito e no hospedeiro, seja como resultado de alelos diferentes sendo favorecidos em subpopulações distintas, seja porque vários alelos estão simultaneamente em um estado de fluxo dentro da sua população, cada um sendo favorecido (e seu alelo antagônico no outro parceiro) quando é raro. Na realidade, tais processos detalhados têm revelado dificuldade de observação, a qual tem sido realizada em um sistema composto de uma bactéria, *Pseudomonas fluorescens*, e seu parasito viral, o bacteriófago (ou fago) SBW25Ô2 (Buckling e Rainey, 2002).

Mudanças no hospedeiro e no parasito foram monitoradas por um período evolutivo, à medida que 12 réplicas de populações coexistentes de bactéria e fago eram transferidas de um frasco de cultura para outro. Ficou evidente que as bactérias em geral se tornaram mais resistentes aos fagos, ao mesmo tempo em que estes se tornaram mais infecciosos às bactérias (Figura 12.29): cada qual foi conduzido pela seleção direcional de uma corrida armamentista. Todavia, isso foi apenas aparente, porque toda a cepa bacteriana (de uma das 12 réplicas) foi testada contra todas as 12 cepas de fago, e as cepas de fago foram testadas de maneira semelhante. No final do experimento (Tabela 12.4), quando a resistência de cada cepa bacteriana foi testada contra cada cepa de fago, ficou claro que as bactérias foram quase sempre mais resistentes (e muitas vezes totalmente resistentes) à cepa de fago com o qual elas coevoluíram. Houve, portanto, divergência evolutiva extensiva entre as cepas – ou subpopulações – e polimorfismo extensivo dentro da metapopulação como um todo.

Assim, encerramos este capítulo, apropriadamente, com uma outra advertência, de que, a despeito de serem relativamente negligenciados pelos ecólogos no passado, os parasitos estão progressivamente sendo reconhecidos como importantes participantes nas dinâmicas ecológica e evolutiva dos seus hospedeiros.

Resumo

Iniciamos pela definição de parasito, infecção, patógeno e doença. A diversidade de parasitos de animais e de vegetais é depois delineada, com base nas distinções entre microparasitos e macroparasitos e entre os com ciclos de vida diretos e os

FIGURA 12.29 (a) Por um período evolutivo (1 *transfer* = 8 gerações bacterianas), a resistência bacteriana ao fago aumentou em cada uma das 12 réplicas bacterianas. A resistência "média" foi calculada considerando os 12 isolados de fago a partir dos respectivos pontos do tempo. (b) De maneira semelhante, a infecciosidade do fago aumentou, sendo a sua "média" calculada considerando as 12 réplicas bacterianas (segundo Buckling e Rainey, 2002).

TABELA 12.4 Para cada uma das 12 réplicas bacterianas (B1 a B12) e suas respectivas 12 réplicas de fagos (ϕ1 a ϕ12), as entradas na tabela representam a proporção de bactérias resistentes aos fagos ao final de um período de coevolução (50 *transfers* = 400 gerações bacterianas). Os pares em coevolução são mostrados em negrito ao longo da diagonal. Observe que as cepas bacterianas são geralmente mais resistentes à cepa de fago com a qual elas coevoluíram (segundo Buckling e Rainey, 2002).

	Réplicas bacterianas											
Réplicas de fagos	*B1*	*B2*	*B3*	*B4*	*B5*	*B6*	*B7*	*B8*	*B9*	*B10*	*B11*	*B12*
ϕ1	**0,8**	0,9	1	1	1	1	1	1	0,85	0,85	0,75	0,65
ϕ2	0,1	**1**	0,3	1	0,85	0,25	1	1	0,85	0,9	0,8	0,65
ϕ3	0,75	0,75	**1**	1	1	0,9	1	1	0,85	0,9	0,9	0,65
ϕ4	0,15	0,9	0,8	**1**	0,85	0,6	0,6	1	0,85	1	0,85	0,35
ϕ5	0,25	0,9	1	1	**1**	0,9	1	0,8	0,85	1	0,8	0,65
ϕ6	0,2	1	0,85	0,8	0,75	**0,8**	0,85	0,9	0,85	0,75	0,45	0,25
ϕ7	0,2	0,75	0,6	1	0,4	0,45	**1**	0,9	0,85	1	0,75	0,35
ϕ8	0	0,95	0,55	0,95	0,35	0,25	0,8	**1**	0,85	1	0,7	0,25
ϕ9	0	0,7	0,55	0,45	0,7	0,35	1	1	**0,85**	1	0,5	0,1
ϕ10	0	0,7	0,9	0,7	0,55	0,9	1	1	0,7	**1**	0,5	0,4
ϕ11	0	0,5	0,9	0,75	0,7	1	1	0,95	0,75	1	**1**	0,35
ϕ12	0	0,15	0	0,1	0,65	0,35	1	1	0,7	0,8	0,85	**0,4**

com ciclos de vida indiretos (utilizam vetores). O caso particular de parasitos sociais e parasitos de prole (p. ex., cucos) é também discutido.

Explicamos a diferença entre parasitos biotróficos e necrotróficos (saprótrofos pioneiros) e utilizamos uma discussão sobre zoonoses (infecções da vida selvagem transmissíveis ao homem), para ilustrar a natureza da especificidade de hospedeiros entre parasitos.

Os parasitos são ambientes reativos: eles podem resistir ou se recuperar ou (em vertebrados) adquirir imunidade. Descrevemos as respostas contrastantes de vertebrados aos micro e macroparasitos e as comparamos sucessivamente com as respostas de plantas à infecção. O custo elevado da defesa do hospedeiro contra ataques é enfatizado. Os parasitos podem também induzir mudanças profundas no crescimento e no comportamento do hospedeiro.

Explicamos por que pode ser difícil distinguir os efeitos da competição intra-específica entre parasitos a partir das respostas imunológicas de hospedeiros dependentes da densidade de parasitos, e os padrões associados à competição interespecífica são observáveis tanto em parasitos quanto em outros organismos.

As distinções entre os tipos diferentes de transmissão de parasitos são descritas, e é desenvolvida a descrição formal da dinâmica de transmissão, utilizando a forma da taxa de contato para distinguir a transmissão dependente da densidade da transmissão dependente da freqüência, embora seja enfatizado que ambas possam ser apenas as extremidades de um espectro. Pode haver também uma grande variação espacial na velocidade com que uma infecção se propaga, seja como conseqüência de focos infecciosos ou por causa de misturas espaciais de espécies ou variedades suscetíveis e resistentes.

A distribuição de parasitos dentro de populações de hospedeiros em geral é agregada. Isso a torna especialmente importante para compreender a distinção entre prevalência, intensidade e intensidade média.

Discutimos os efeitos de parasitos na sobrevivência, no crescimento e na fecundidade de hospedeiros. Os efeitos são freqüentemente sutis, afetando, por exemplo, as interações de hospedeiros com outras espécies.

Após, examinamos a dinâmica da infecção dentro de populações de hospedeiros. Os conceitos fundamentais neste caso são a taxa reprodutiva básica, R_0, o limiar de transmissão ($R_0 = 1$) e o tamanho populacional crítico. Esses formam uma estrutura para microparasitos diretamente transmitidos que esclarece os tipos de populações em que podemos esperar encontrar tipos diferentes de infecção, a natureza da curva epidêmica de uma infecção, os padrões dinâmicos de diferentes tipos de parasitos e o planejamento de programas de imunização com base no princípio da "imunidade da população".

Também são abordadas as dinâmicas de patógenos atacando cultivos, de infecções transmitidas por vetores e macroparasitos e de parasitos infectando metapopulações de hospedeiros.

Examinamos o papel que parasitos e patógenos desempenham na dinâmica dos seus hospedeiros. Examinamos primeiro se as dinâmicas de hospedeiro e parasito são acopladas, ou se o parasito simplesmente modifica a dinâmica subjacente do hospedeiro, sem haver qualquer *feedback* detectável. Após, uma série de estudos de caso enfatiza que os dados que apóiam um papel dos parasitos na dinâmica dos seus hospedeiros são esparsos e muitas vezes sujeitos a interpretações alternativas.

Por fim, consideramos a coevolução de parasitos e seus hospedeiros, salientando que não há qualquer "acomodação confortável", mas sim que as pressões seletivas em ambos os casos – parasito e hospedeiro – favorecem a maximização do ajuste individual.

Capítulo 13
Simbiose e Mutualismo

13.1 Introdução: simbiontes, mutualistas, comensais e engenheiros

Nenhuma espécie vive isolada, mas, com freqüência, a associação com outra é particularmente fechada: para muitos organismos, o hábitat ocupado é um indivíduo de outra espécie. Os parasitos vivem dentro de cavidades do corpo ou mesmo de células dos seus hospedeiros; as bactérias fixadoras de nitrogênio vivem em nódulos localizados nas raízes de leguminosas, entre outros exemplos. Simbiose ("vivendo junto") é o termo que tem sido empregado para tais associações físicas fechadas entre espécies, em que um "simbionte" ocupa um hábitat fornecido por um "hospedeiro".

De fato, os parasitos são excluídos da categoria de simbiontes, que é a reservada para interações nas quais existe, ao menos, um indício de "mutualismo". Uma relação mutualista é simplesmente aquela em que organismos de espécies diferentes interagem em seu benefício mútuo. Ela em geral envolve a troca direta de bens ou serviços (p. ex., alimento, defesa ou transporte) e tipicamente resulta na aquisição de capacidades novas ao menos por um parceiro (Herre *et al.*, 1999). Portanto, o mutualismo não implica necessariamente uma associação física fechada: mutualistas não precisam ser simbiontes. Por exemplo, muitas plantas conseguem dispersar suas sementes ao oferecer uma recompensa a aves ou mamíferos, na forma de frutos carnosos comestíveis, e muitas plantas asseguram a polinização efetiva ao oferecer aos insetos visitantes um recurso de néctar em suas flores. Essas são interações mutualistas, mas não são simbioses.

Seria errado, entretanto, ver as interações mutualistas simplesmente como relações sem conflitos, em que apenas coisas boas fluem para ambos os parceiros. Ao contrário, o pensamento evolutivo atual vê os mutualismos como casos de exploração recíproca, em que, todavia, cada parceiro é um beneficiário *líquido* (Herre e West, 1997).

As interações em que uma espécie proporciona o hábitat para outras não são necessariamente mutualistas (ambas as partes se beneficiam: "+ +") ou parasíticas (uma ganha, uma sofre: "+ –"). Em primeiro lugar, não é possível demonstrar, com dados consistentes, que cada um dos participantes ou se beneficia ou sofre. Além disso, existem muitas interações entre duas espécies em que a primeira proporciona um hábitat para a segunda, mas, como conseqüência, não há indício real, em qualquer parâmetro mensurável, de que ela se beneficia ou sofre. As árvores, por exemplo, propiciam hábitats para muitas espécies de aves, de morcegos e de animais trepadores, todas ausentes em ambientes sem esses vegetais. Liquens e musgos se desenvolvem sobre troncos de árvores; plantas trepadeiras, como hera e figueiras, que embora tenham raízes no solo, usam os troncos das árvores como apoio para estender a sua folhagem até o dossel. As árvores, por isso, são bons exemplos dos chamados "engenheiros" ecológicos ou de ecossistemas (Jones *et al.*, 1994). Pela sua presença marcante, elas criam, modificam ou mantêm hábitats para os outros. Em comunidades aquáticas, as superfícies sólidas dos organismos maiores são contribuintes até mais importantes para a biodiversidade. As algas marinhas normalmente crescem apenas onde podem ser ancoradas sobre rochas, e seus talos foliáceos, por sua vez, são colonizados por algas filamentosas e por vermes tubiformes (*Spirorbis*). Certos animais modulares, como hidróides e briozoários, também colonizam algas marinhas, das quais dependem para ancoragem e acesso aos recursos provenientes de água do mar em movimento.

De maneira geral, é provável que muitos desses exemplos sejam "interações" comensais (um parceiro ganha, o outro não é prejudicado, nem beneficiado: "+ 0"). Certamente, aquelas relações em que o prejuízo para o hospedeiro de um "parasito" ou o benefício para um "mutualista" não podem ser demonstrados deveriam ser classificadas como comensais ou de "hospedeiro-hóspede", tendo em mente que os hóspedes, como em outras circunstâncias, são indesejáveis quando os hospedeiros estão doentes ou sofrendo. Os comensais têm sido muito menos estudados do que os parasitos e os mutualistas, embora muitos deles tenham modos de vida bastante especializados e fascinantes.

Os mutualismos têm sido muitas vezes negligenciados, em comparação com outros tipos de interações, embora eles constituam a maior parte da biomassa do mundo. Quase todas as plantas que dominam os campos, os urzais e as florestas possuem raízes em íntima associação mutualista com fungos. A maioria dos corais depende de algas unicelulares dentro de suas células, muitas plantas floríferas necessitam de insetos polinizadores e muitos animais carregam comunidades de microrganismos em seus intestinos, necessários para a sua efetiva digestão.

O restante deste capítulo está organizado de maneira progressiva. Iniciamos com mutualismos que não impliquem uma simbiose íntima. Antes de tudo, a associação é amplamente comportamental: isto é, cada parceiro se comporta de modo a proporcionar um benefício líquido ao outro. Na Seção 13.5, ao discutir mutualismos entre animais e a microbiota vivendo em seus intestinos, estaremos estudando as associações mais fechadas (um parceiro vivendo dentro do outro), e nas seções 13.6 a 13.10 examinaremos simbioses ainda mais íntimas, em que um parceiro se localiza entre células do outro ou penetra nelas. Na Seção 13.11, interromperemos a progressão para considerar brevemente modelos matemáticos de mutualismos. Por fim, na Seção 13.12 – para completar, embora o tema não seja estritamente "ecológico" –, examinaremos a situação em que organelas diferentes entram em simbiose tão íntima dentro das células dos seus muitos hospedeiros que não parece sensato considerá-las como organismos distintos.

13.2 Protetores mutualistas

13.2.1 Peixe limpador e peixe cliente

Os peixes "limpadores", dos quais se conhece ao menos 45 espécies, se alimentam de ectoparasitos, bactérias e tecidos necróticos da superfície do corpo de um peixe "cliente". Na verdade, os limpadores muitas vezes mantêm territórios com "estações de limpeza" que seus clientes visitam – e visitam mais freqüentemente quando transportam muitos parasitos. Os limpadores obtêm uma fonte de alimento, e os clientes são protegidos de infecção. De fato, nem sempre é fácil provar que os clientes se beneficiam, mas em experimentos perto da Lizard Island, na Great Barrier Reef, Austrália, Grutter (1999) conseguiu demonstrar que o peixe limpador *Labroides dimidiatus* come isópodes gnatiídeos, parasitos do peixe cliente *Hemigymnus melapterus*. Os clientes apresentaram significativamente (3,8 vezes) mais parasitos 12 dias após os limpadores serem excluídos das gaiolas experimentais (Figura 13.1a, diagrama superior); mas mesmo em período curto (até 1 dia), embora com remoção dos limpadores (que se alimentam apenas durante o dia), não houve efeito quando a verificação foi feita ao amanhecer (diagrama central); no período diurno seguinte, o número de parasitos foi significativamente maior (4,5 vezes) (diagrama inferior).

Experimentos posteriores usando a mesma espécie de peixe limpador, mas em um recife do Mar Vermelho no Egito, enfatizaram a importância do tamanho da comunidade nessas interações limpador-cliente (Bshary, 2003). Quando os limpadores saíram naturalmente da mancha de recife (de modo que a mancha ficou sem limpador) ou foram removidos experimentalmente, a diversidade (número de espécies) de peixes no recife caiu de maneira drástica, embora isso fosse significativo somente após 4 a 20 meses, não após 2 a 4 semanas (Figura 13.1b). Entretanto, quando os limpadores se deslocaram para – ou foram acrescentados em – uma mancha que não habitavam anteriormente, a diversidade aumentou de forma significativa, mesmo em poucas semanas (Figura 13.1c). Curiosamente, esses efeitos se aplicam não apenas às espécies clientes, mas também às não-clientes.

De fato, vários mutualismos comportamentais são encontrados entre os habitantes de recifes de corais tropicais (onde os próprios corais são mutualistas – ver Seção 13.7.1). O peixe-palhaço (*Amphiprion*), por exemplo, vive junto à anêmona-do-mar (p. ex., *Physobrachia*, *Radianthus*) e se abriga entre os tentáculos dela sempre que pressente o perigo. Sob essa proteção, o peixe recebe uma cobertura de muco que o protege dos nematocistos irritantes da anêmona (a função normal da mucilagem da anêmona é evitar descarga de nematocistos, quando tentáculos vizinhos se tocam). O peixe obtém proteção dessa relação, mas a anêmona também se beneficia, pois o peixe-palhaço ataca outros peixes que se aproximam, incluindo espécies que normalmente se alimentam de anêmonas-do-mar.

13.2.2 Mutualismos entre formigas e plantas

A hipótese sobre relações mutualistas entre plantas e formigas foi proposta por Belt (1874), após observar o comportamento de formigas agressivas sobre espécies de *Acacia* que possuem espinhos engrossados e ocorrem na América Central. Essa relação foi descrita de modo mais completo por Janzen (1967), para a acácia chifre-de-touro (*Acacia cornigera*), e sua formiga associada, *Pseudomyrmex ferruginea*. A planta possui espinhos ocos, que são usados pelas formigas como locais de nidificação; nos ápices de suas folhas, existem "corpos beltianos" ricos em proteínas (Figura 13.2) que as formigas coletam e utilizam como alimento. Além disso, a planta apresenta nectários secretores de açúcar em suas partes vegetativas, que também atraem as formigas. Estas, por sua vez, protegem essas pequenas árvores, cortando ativamente os ramos de outras espécies competidoras, além de evitarem a ação de herbívoros – até mesmo herbívoros grandes (vertebrados) podem ser inibidos.

Na realidade, os mutualismos formiga-planta evoluíram muitas vezes (inclusive repetidamente na mesma família de plantas); e os nectários estão presentes nas partes vegetativas de plantas de, no mínimo, 39 famílias e em muitas comunidades por todo o mundo. Os nectários sobre as flores ou no interior delas são facilmente interpretados como elementos de atração para os polinizadores, mas o papel de nectários extraflorais sobre partes vegetativas é mais difícil de demonstrar. Eles evidentemente atraem formigas, às vezes em grande número, mas são necessários experimentos cuidadosamente delineados e controlados para mostrar que as plantas se beneficiam, tal como o estudo sobre *Tachigali myrmecophila*, árvore componente do dossel de florestas amazônicas, que abriga a formiga *Pseudomyrmex concolor* em estruturas ocas especializadas (Figura 13.3). As formigas foram eliminadas de plantas selecionadas; estas apresentaram 4,3 mais insetos fitófagos do que as plantas-controle e sofreram um impacto muito maior da herbivoria. As folhas das plantas com uma população de formigas tiveram uma sobrevivência duas vezes superior à das plantas sem formigas e quase 1,8 vez superior à das plantas nas quais as formigas foram deliberadamente eliminadas.

FIGURA 13.1 (a) O peixe limpador realmente limpa seus clientes. Número médio de parasitos gnatiídeos por cliente (*Hemigymnus melapterus*) em cinco recifes; em três recifes (14, 15 e 16), os limpadores (*Labroides dimidiatus*) foram experimentalmente removidos. Em um experimento "a longo prazo", clientes sem limpadores tiveram mais parasitos após 12 dias (diagrama superior: $F = 17{,}6$, $P = 0{,}02$). Em um experimento "a curto prazo", clientes sem limpadores não tiveram significativamente mais parasitos ao amanhecer, após 12 horas (diagrama central: $F = 1{,}8$, $P = 0{,}21$), presumivelmente porque os limpadores não se alimentam à noite; mas, a seguir, no período diurno de 12 horas, a diferença foi significativa (diagrama inferior: $F = 11{,}6$, $P = 0{,}04$). Sobre as barras estão representados os erros-padrão (segundo Grutter, 1999). (b) Os limpadores aumentam a diversidade de peixes no recife. Mudança (em porcentagem) no número de espécies de peixes presentes, seguindo a perda natural ou experimental de um peixe limpador, *L. dimidiatus*, de um fragmento de recife (ou a combinação dos dois tratamentos), a curto prazo (2 a 4 semanas, barras mais claras) e a longo prazo (4 a 20 meses, barras mais escuras). (c) Mudança (em porcentagem) no número de espécies de peixes presentes, seguindo a imigração natural ou experimental de um peixe limpador, *L. dimidiatus*, para um fragmento de recife (ou a combinação dos dois tratamentos), a curto prazo (2 a 4 semanas, barras mais claras) e a longo prazo (4 a 20 meses, barras mais escuras). As colunas e as barras dos erros-padrão representam medianas e *interquartiles*. * = $P < 0{,}05$; ** = $P < 0{,}01$; *** = $P < 0{,}001$ (segundo Bshary, 2003).

A relação mutualista, nesse caso entre formiga e uma espécie vegetal, não deveria, entretanto, ser considerada isoladamente – um tema que será retomado neste capítulo. Palmer e colaboradores (2000), por exemplo, estudaram a competição entre quatro espécies de formigas que possuem relações mutualistas com *Acacia drepanolobium*, em Laikipia, Quênia, nidificando no interior de espinhos engrossados e se alimentando de nectários nas bases foliares. Conflitos preparados experimentalmente e conquistas naturais indicaram uma hierarquia de dominância entre as espécies de formigas. *Crematogaster sjostedti* foi a principal dominante, seguida por *C. mimosae*, *C. nigriceps* e *Tetraponera penzigi*. Independentemente de qual espécie de formiga colonizou um determinado indivíduo de acácia, as árvores ocupadas tenderam a crescer mais rápido do que as não-ocupadas (Figura 13.4a). Isso confirmou, de modo geral, a natureza mutualista das interações. Porém, mais sutilmente, as mudanças na ocupação das formigas em direção à hierarquia da dominância (conquista por uma espécie mais dominante) ocorreram sobre plantas que cresceram mais rápido do que a média, e as mudanças em direção oposta à hierarquia ocorreram sobre plantas que cresceram mais lentamente do que a média (Figura 13.4b).

Tais dados, portanto, sugerem que as conquistas são bastante diferentes sobre árvores de crescimento rápido e lento, embora os detalhes permaneçam especulativos. É possível, por exemplo, que as árvores de crescimento mais rápido também produzam "recompensas" às formigas a uma taxa mais alta e sejam escolhidas ativamente pelas espécies de formigas dominantes; já as árvores de crescimento lento são mais rapidamente abandonadas pelas espécies dominan-

(a) (b)

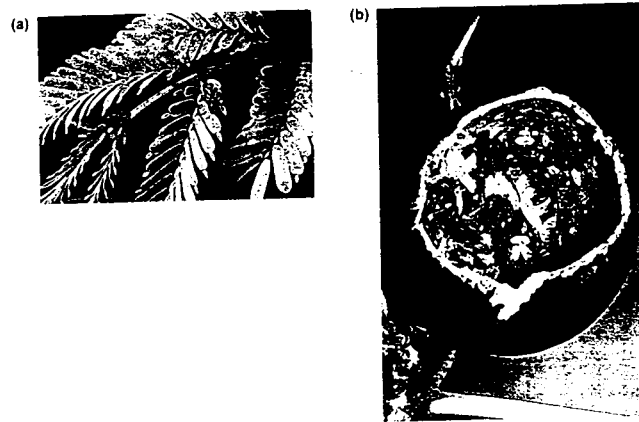



FIGURA 13.2 Estruturas da acácia chifre-de-touro (*Acacia cornigera*) que atraem sua formiga mutualista. (a) Corpos beltianos ricos em proteína nas extremidades dos folíolos (© Oxford Scientific Films/Michael Fogden). (b) Espinhos ocos usados pelas formigas como locais de nidificação (© Visuals Unlimited/C. P. Hickman).

tes, com suas demandas por recursos muito maiores. De maneira alternativa, as espécies de formigas competitivamente superiores podem ser capazes de detectar e colonizar preferencialmente as árvores de crescimento mais rápido. O que fica evidente é que essas interações mutualistas não são relações agradáveis entre pares de espécies que podemos separar de uma teia de interações mais complexas. Os custos e benefícios resultantes para os diferentes parceiros variam no espaço e no tempo, induzindo dinâmicas complexas entre espécies de formigas competidoras, que, por sua vez, determinam o balanço final para as acácias.

13.3 Cultura de plantas de lavoura ou criação de animais

13.3.1 Agricultura

Ao menos em termos de extensão geográfica, alguns dos mutualismos mais dramáticos são aqueles da agricultura. Os números de plantas individuais de trigo, cevada, aveia, milho e arroz e as áreas ocupadas por esses cultivos excedem amplamente ao que teria existido se elas não tivessem sido submetidas ao plantio. O aumento da população humana desde a época

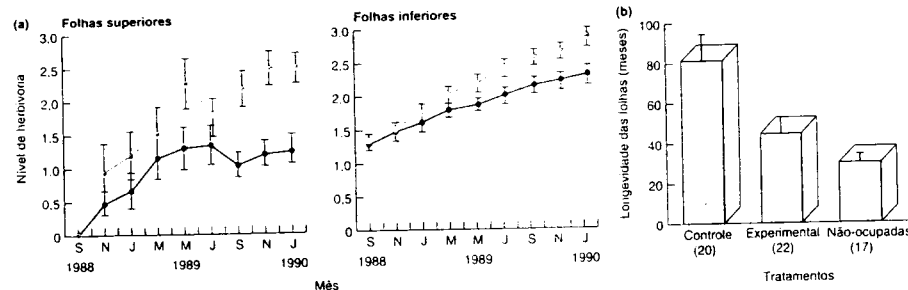



FIGURA 13.3 (a) Intensidade da herbivoria foliar sobre indivíduos de *Tachigali myrmecophila* naturalmente ocupados pela formiga *Pseudomyrmex concolor* (●, $n = 22$) e sobre indivíduos dos quais as formigas foram experimentalmente eliminadas (♦, $n = 23$). As folhas inferiores estavam presentes no início do experimento, e as folhas superiores surgiram posteriormente. (b) Longevidade das folhas das plantas de *T. myrmecophila* ocupadas por *P. concolor* (controle) e das plantas das quais as formigas foram experimentalmente eliminadas ou onde não houve ocorrência natural de formigas. As barras dos erros representam ± o erro-padrão (segundo Fonseca, 1994).

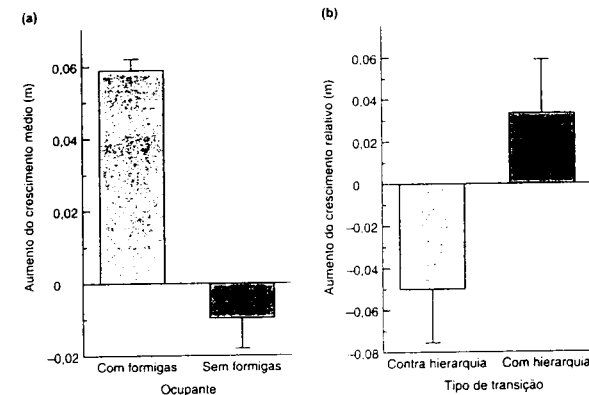



FIGURA 13.4 (a) O aumento do crescimento médio foi significativamente maior ($P < 0,0001$) para indivíduos de *Acacia drepanolobium* ocupados continuamente por formigas ($n = 651$) do que para indivíduos não-habitados ($n = 126$). Os indivíduos "ocupados continuamente" foram habitados por colônias de formigas tanto no levantamento inicial quanto no realizado seis meses mais tarde. Os indivíduos não-habitados mantiveram-se desocupados por ocasião dos dois levantamentos. (b) Os aumentos do crescimento relativo foram significativamente maiores ($P < 0,05$) para indivíduos submetidos a transições na ocupação em direção à hierarquia competitiva das formigas ($n = 85$) do que para aqueles contra a hierarquia ($n = 48$). O aumento do crescimento foi determinado em relação aos indivíduos ocupados pela mesma espécie de formigas, quando estas não foram removidas. As barras dos erros representam os erros-padrão (segundo Palmer *et al.*, 2000).

dos caçadores-coletores indica em certa medida a vantagem recíproca para o *Homo sapiens*. Mesmo sem testar experimentalmente, podemos facilmente imaginar as conseqüências que a extinção do homem teriam sobre a população mundial de plantas de arroz ou o efeito da extinção do arroz sobre a população humana. Comentários similares se aplicam à domesticação de bovinos, ovinos e outros animais.

Mutualismos "de criação" similares se desenvolveram em sociedades de cupins e formigas, onde os criadores podem proteger de competidores e predadores os indivíduos que eles exploram, podendo até transportá-los ou vigiá-los.

13.3.2 Criação de insetos por parte de formigas

As formigas criam muitas espécies de afídeos (homópteros), em troca de secreções doces ricas em açúcar. Os "rebanhos" de afídeos se beneficiam, sofrendo taxas de mortalidade mais baixas causadas por predadores, mostrando aumento das taxas de alimentação e secreção e formando colônias maiores. Todavia, seria um erro imaginar que essa é uma relação agradável, com benefícios para ambos os lados: os afídeos estão sendo manipulados – existe, portanto, um preço que eles pagam a ser lançado no outro lado do balanço (Stadler e Dixon, 1998)? Essa questão tem sido examinada em colônias do afídeo *Tuberculatus quercicola* protegido pela formiga da sequóia (*Formica yessensis*), na ilha de Hokkaido, norte do Japão (Yao *et al.*, 2000). Conforme o esperado, na presença de predadores, as colônias de afídeos tiveram sobrevivência significativamente mais longa quando protegidas por formigas do que quando estas foram excluídas, por meio de aplicação de repelente na base das árvores de carvalho sobre as quais os afídeos viviam (Figura 13.5a). Entretanto, *houve* também custos para os afídeos: em um ambiente do qual os predadores foram excluídos e os efeitos da proteção das formigas sobre o afídeos poderiam, então, ser vistos isoladamente, os afídeos protegidos pelas formigas apresentaram pior crescimento e foram menos fecundos do que aqueles onde as formigas e os predadores foram excluídos (Figura 13.5b).

Um outro mutualismo de criação clássico é aquele entre formigas e muitas espécies de borboletas do grupo Lycaenidae. Em alguns casos, as larvas se alimentam de suas plantas preferidas até seu terceiro ou quarto instar, quando se expõem ao forrageio das formigas operárias, que as apanham e as transportam para os seus ninhos – as formigas as "adotam". Lá, as formigas "ordenham" uma secreção açucarada de uma glândula especializada das larvas e, em troca, as protegem de predadores e parasitóides durante o restante de suas vidas larval e de pupa. Por outro lado, em outras interações entre formigas e borboletas do grupo Lycaenidae, o equilíbrio evolutivo é bastante diferente. As larvas produzem sinais químicos que imitam substâncias químicas produzidas pelas formigas, o que induz estas a transportar as larvas para seus ninhos e permitir que elas permaneçam lá. Dentro dos ninhos, as larvas podem atuar como parasitos sociais ("cucos", ver seção 12.2.3), sendo alimentadas pelas formigas (isto é, a borboleta azul-grande (*Maculinea rebeli*) que se alimenta da genciana (*Gentiana cruciata*) e cujas larvas mimetizam as larvas da formiga *Myrmica schenkii*, ou podem simplesmente pilhar as formigas (p. ex., uma outra borboleta azul-grande (*M. arion*) que se alimenta de tomilho selvagem (*Thymus serpyllum*) (Elmes *et al.*, 2002).

13.3.3 Cultivo de fungos por besouros e formigas

Uma grande parte dos tecidos vegetais, incluindo a madeira, é indisponível como fonte direta de alimento para a maioria

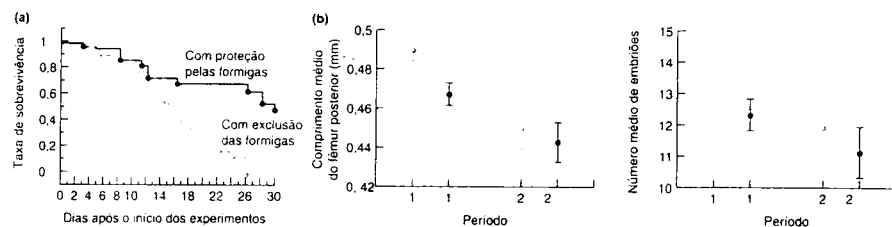



FIGURA 13.5 (a) As colônias do afídeo *Tuberculatus quercicola*, com exclusão de formigas, tiveram maior probabilidade de extinção do que as protegidas por formigas ($X^2 = 15{,}9$, $P < 0{,}0001$). (b) Mas na ausência de predadores, as colônias com exclusão de formigas tiveram melhor desempenho do que as protegidas por formigas. São apresentadas as médias do tamanho corporal do afídeo (comprimento do fêmur posterior; $F = 6{,}75$, $P = 0{,}013$) e os números de embriões ($F = 7{,}25$, $P = 0{,}010$), ± EP, para dois períodos (23 de julho a 11 de agosto, 1998, e 12 a 31 de agosto, 1998) em um ambiente sem predadores. = tratamento com exclusão das formigas; ● = tratamento com proteção pelas formigas (segundo Yao *et al*., 2000)

dos animais, pois estes não dispõem de enzimas capazes de digerir celulose e ligninas (ver Seções 3.7.2 e 11.3.1). No entanto, muitos fungos possuem essas enzimas, e um animal que pode consumir tais fungos adquire acesso indireto a um alimento rico em energia. Alguns mutualismos altamente especializados se desenvolveram entre animais e fungos decompositores. Besouros do grupo Scolytidae cavam túneis profundos na madeira de árvores mortas ou moribundas, e fungos que são específicos de espécies de besouro crescem nesses abrigos e são continuamente pastados pelas larvas do besouro. Esses besouros "ambrosia" podem transportar esporos do fungo em seu trato digestivo, e algumas espécies apresentam tufos especializados de pêlos sobre suas cabeças, os quais servem para transportar os esporos. Os fungos servem como alimento para o besouro e dependem dele para sua dispersão até novos túneis.

As formigas cultivadoras de fungos são encontradas somente no Novo Mundo, e as 210 espécies descritas parecem ter evoluído de um ancestral comum: isto é, a característica apareceu apenas uma vez na evolução. As espécies mais "primitivas" utilizam tipicamente restos vegetais mortos, assim como fezes e cadáveres de insetos, para adubar suas hortas; os gêneros *Trachymyrmex* e *Sericomyrmex* usam matéria vegetal morta; e espécies dos dois gêneros mais derivados (evolutivamente "avançados"), *Acromyrmex* e *Atta*, são "cortadeiras de folhas", utilizando principalmente folhas e flores frescas (Currie, 2001). As formigas cortadeiras de folhas são as mais notáveis cultivadoras de fungos. Elas escavam cavidades de 2 a 3 litros no solo, onde um fungo basidiomiceto é cultivado sobre folhas que são cortadas da vegetação vizinha (Figura 13.6). A colônia de formigas pode depender completamente do fungo para a nutrição de suas larvas. As operárias lambem as colônias de fungos e removem hifas engrossadas especializadas, que são agregadas em "cachos" de tamanhos que possam ser mordiscados. Estes cachos são comidos pelas larvas e essa "poda" do fungo pode estimular um novo crescimento fúngico. O fungo ganha com a associação: ele é comido e dispersado pelas formigas cortadeiras de folhas e nunca é encontrado fora dos seus ninhos. A formiga fêmea reprodutiva transporta sua última refeição, quando ela deixa uma colônia para encontrar outra.

A maior parte dos insetos fitófagos tem dietas bastante restritas – os insetos herbívoros, na grande maioria, são, na verdade, monófagos estritos (ver Seção 9.5). Pela sua polifagia, as formigas cortadeiras de folhas são extraordinárias entre os insetos herbívoros. Formigas de um ninho de *Atta cephalotes* exploram de 50 a 70% das espécies vegetais na sua vizinhança. Em geral, as formigas cortadeiras de folhas podem explorar 17% da produção foliar total em floresta tropical e se tornar os herbívoros ecologicamente dominantes na comunidade. É a sua polifagia que lhes confere este extraordinário *status*. Contudo, ao contrário dos adultos de *A. cephalotes*, as larvas parecem ser especialistas extremos quanto à dieta, ficando restritas a corpos nutritivos (*gongylidia*) produzidos pelo fungo *Attamyces bromatificus*, cultivado pelos adultos e que decompõe os fragmentos foliares (Cherrett *et al*., 1989).

Além disso, assim como os cultivos realizados pelo homem podem ser atacados por pragas, as formigas cultivadoras de fungos precisam combater outras espécies de fungos que podem devastar seu cultivo. Os patógenos fúngicos do gênero *Escovopsis* são especializados (só encontrados em cultivos de fungos) e virulentos: em um experimento, nove de 16 colônias da formiga cortadeira *Atta colombica*, tratadas com doses maciças de esporos de *Escovopsis*, perderam seu cultivo em três semanas de tratamento (Currie, 2001). Porém, as formigas possuem outra associação mutualística para ajudá-las: um actinomiceto filamentoso, associado à superfície das formigas, é dispersado para novos cultivos por rainhas virgens em seu vôo nupcial, e as formigas podem até elaborar produtos químicos que promovem o crescimento do actinomiceto. Este, por sua vez, produz um antibiótico com efeitos inibidores especializados e potentes contra *Escovopsis*. É possível, ainda, que ele proteja as formigas de patógenos e promova o crescimento dos fungos cultivados (Currie, 2001). Portanto, *Escovopsis* enfrentou um mutualismo de três espécies: formigas, fungos cultivados e actinomicetos.

(a)

(b)

FIGURA 13.6 (a) Ninho parcialmente escavado da formiga cortadeira de folhas *Atta vollenweideri* no chaco do Paraguai. A pilha de material depositado sobre o solo, pela escavação das formigas, tinha pelo menos 1 m de altura. (b) Formiga rainha de *A. cephalotes* (com uma operária acompanhante em seu abdome) sobre um cultivo jovem de fungos no laboratório, mostrando a estrutura do tipo celular do cultivo, com pequenos fragmentos foliares e hifas fúngicas cimentantes (Cortesia de J.M. Cherrett).

13.4 Dispersão de sementes e pólen

13.4.1 Mutualismos de dispersão de sementes

Muitas espécies vegetais utilizam animais para dispersar suas sementes e seu pólen. Cerca de 10% de todas as plantas com flores possuem sementes ou frutos dotados de ganchos, arestas ou substâncias viscosas que aderem aos pêlos, cerdas ou penas de todo animal que entra em contato com eles. Freqüentemente, eles causam uma irritação ao animal, que muitas vezes se limpa e os elimina quando possível, mas em geral após transportá-los por certa distância. Nestes casos, o benefício é para a planta (que investiu recursos em mecanismos de fixação), e não há recompensa para o animal.

Bem diferentes são os verdadeiros mutualismos entre plantas superiores e aves e outros animais que se alimentam de frutos carnosos e dispersam as sementes. Naturalmente, para a relação ser mutualista, é essencial que o animal consuma a parte carnosa do fruto, e não as sementes, que devem permanecer viáveis quando regurgitadas ou defecadas. Defesas espessas e fortes que protegem os embriões são comumente parte do preço pago pela planta para a dispersão por frugívoros. O reino vegetal tem explorado uma gama esplêndida de variações morfológicas na evolução de frutos carnosos (Figura 13.7).

Os mutualismos referentes a animais que consomem frutos carnosos e dispersam as sementes raramente são muito específicos à espécie de animal envolvida. Em parte, isso acontece porque esses mutualismos em geral envolvem aves e mamíferos de vida longa, e, mesmo nos trópicos, existem poucas espécies vegetais que frutificam durante todo o ano e proporcionam um suprimento alimentar para qualquer possível especialista. Contudo, também, como ficará evidente quando considerarmos os mutualismos de polinização, a seguir, uma ligação mutualista mais exclusiva exigiria da planta uma recompensa para ser protegida e rejeitada por outra espécie animal: isso é muito mais fácil para o néctar do que para o fruto. De qualquer maneira, a especialização pelo animal é importante na polinização, porque transferências interespecíficas de pólen são desvantajosas, e com frutos e sementes é necessário somente que eles sejam dispersados para longe da planta-mãe.

13.4.2 Mutualismos de polinização

A maioria das flores polinizadas por animais oferece néctar, pólen ou ambos como recompensa aos seus visitantes. É possível que o néctar não tenha outro valor para a planta do que o de atrair animais, e isso tem um custo para a planta, pois os carboidratos do néctar poderiam ser usados no crescimento ou em alguma outra atividade.

Presumivelmente, a evolução de flores especializadas e o envolvimento de polinizadores animais têm sido favorecidos, porque um animal pode ser capaz de reconhecer e distinguir diferentes flores e, assim, transportar pólen para flores da mesma espécie. A transferência passiva de pólen, pelo vento ou pela água, por exemplo, não permite tal discriminação e é, portanto, muito mais dispendiosa. Na realidade, onde os vetores e as flores são altamente especializados, como no caso de muitas orquídeas, virtualmente não há desperdício de pólen, inclusive nas flores de outras espécies.

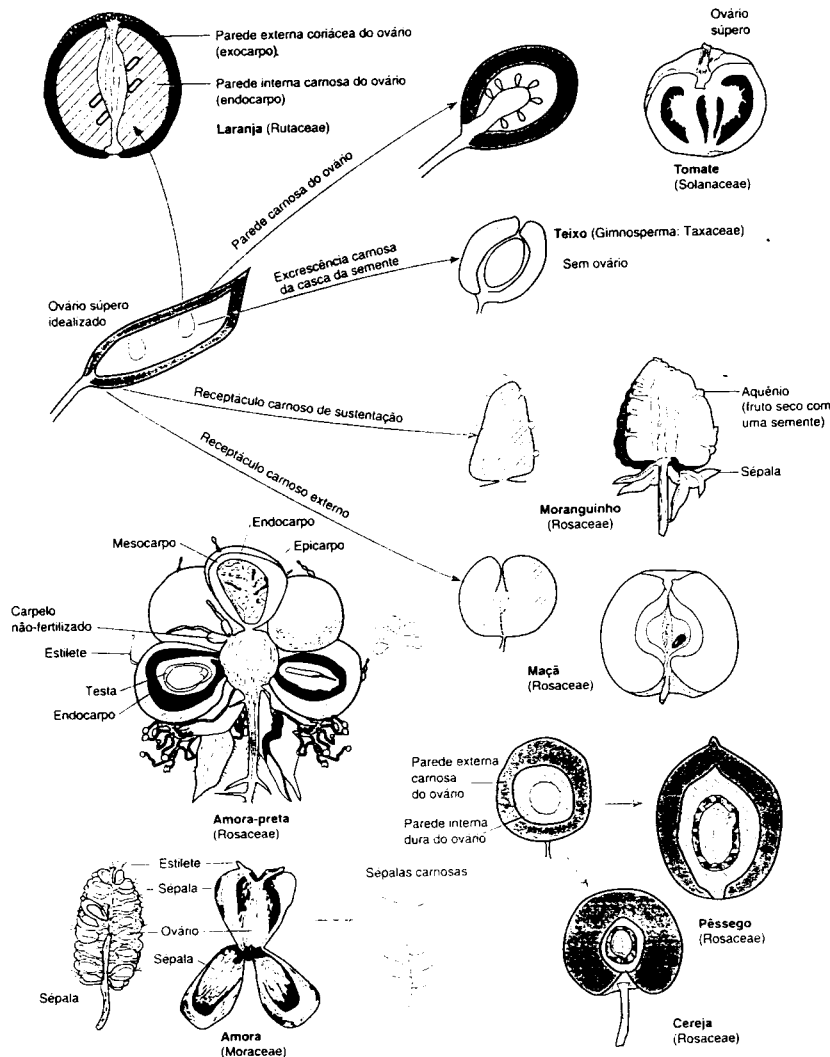



FIGURA 13.7 Uma variedade de frutos carnosos envolvidos em mutualismos de dispersão de sementes, ilustrando as especializações morfológicas implicadas na evolução de estruturas carnosas atrativas.

Existem, contudo, custos provenientes da adoção de animais como mutualistas na polinização de flores. Por exemplo, animais transportadores de pólen podem ser responsáveis pela transmissão de doenças sexuais (Shykoff e Bucheli, 1995). O patógeno fúngico *Microbotryum violaceum*, por exemplo, é transmitido por visitantes polinizadores das flores de candelária-branca (*Silene alba*), e em plantas infectadas as anteras ficam cheias de esporos de fungos.

insetos polinizadores: de generalistas a ultra-especialistas

Muitos tipos de animais têm estabelecido relações de polinização com plantas com flores, entre os quais se encontram beija-flores, morcegos e, inclusive, pequenos roedores e marsupiais (Figura 13.8). No entanto, os polinizadores *por excelência* são, sem dúvida, os insetos. O pólen é um recurso alimentício nutricionalmente rico e, nas flores mais simples polinizadas por insetos, ele é oferecido em abundância e livremente a todos e variados visitantes. Para a polinização, as plantas dependem de insetos que não sejam totalmente eficientes no consumo de pólen, transportando consigo o excedente de alimento de planta para planta. Em flores mais complexas, é produzido o néctar (uma solução de açúcares) como uma recompensa adicional e alternativa. Nas mais simples entre estas, os nectários são desprotegidos, mas, com crescente especialização, eles são envolvidos por estruturas que restringem o acesso ao néctar a apenas poucas espécies de visitadores. Essa gama de situações pode ser observada na família Ranunculaceae. Na flor simples de *Ranunculus ficaria*, os nectários ficam expostos a todos os visitantes, mas, na flor mais especializada de *R. bulbosus*, existe um tipo de tampa sobre o nectário, e em *Aquilegia* os nectários se desenvolveram em tubos longos e somente visitantes com probóscides longas (línguas) podem alcançar o néctar. No gênero *Aconitum*, toda a flor está estruturada de modo a permitir o acesso apenas a insetos com forma e tamanho determinados, os quais são forçados a raspar as anteras e apanhar o pólen. Os nectários desprotegidos têm a vantagem de uma pronta presença de polinizadores, mas como esses animais não são especializados, eles transferem grande parte do pólen para as flores de outras espécies (embora na prática muitos generalistas sejam de fato "especialistas seqüenciais", forrageando preferencialmente em uma espécie vegetal por horas ou dias). Os nectários protegidos têm a vantagem de transferência eficiente de pólen por especialistas para outras flores da mesma espécie, mas dependem de quantidades suficientes desses animais.

Charles Darwin (1859) reconheceu que um nectário longo, como em *Aquilegia*, forçava o inseto polinizador a um contato estreito com o pólen. A seleção natural pode então favorecer nectários ainda mais longos, e, como uma reação evolutiva, as probóscides dos polinizadores seriam selecionadas para atingir um comprimento maior – um processo recíproco e progressivo de especialização. Nilsson (1988) deliberadamente encurtou os tubos dos nectários de *Platanthera*, uma orquídea de tubos longos, e demonstrou que as flores produziam muito menos sementes – presumivelmente porque o polinizador não era forçado a assumir uma posição que maximizasse a eficiência da polinização.

O florescimento é um evento sazonal na maioria das plantas, e isso impõe limites estritos ao âmbito em que um polinizador pode tornar-se um especialista obrigatório. Um polinizador só pode tornar-se completamente dependente de flores específicas como recurso alimentício, se seu ciclo de vida ajustar-se à estação de florescimento da planta. Isso é praticável para muitos insetos de vida curta, como borboletas e mariposas. É mais provável que os polinizadores de vida mais longa, como morcegos, roedores ou abelhas com suas colônias de vida longa, sejam generalistas, indo de uma flor relativamente não-especializada para outra durante as estações ou consumindo alimentos completamente diferentes quando o néctar não está disponível.

(a)

(b)

FIGURA 13.8 Polinizadores: (a) abelha comum (*Apis mellifera*) sobre uma flor de framboesa; e (b) o pássaro *Promerops cafer* sobre *Protea eximia* (cortesia de Heather Angel).

13.4.3 Polinização em locais de criação: figueiras e yuccas

Nem toda planta polinizada por insetos fornece apenas alimento ao seu polinizador. Em muitos casos, as plantas também proporcionam um hábitat e alimento suficiente para o desenvolvimento das larvas dos insetos (Proctor *et al.*, 1996). Os casos melhor estudados são as interações complexas e amplamente espécie-específicas entre figueiras (*Ficus*) e vespas dos figos (Figura 13.9) (Wiebes, 1979; Bronstein, 1988). As figueiras apresentam muitas flores diminutas fixadas a um receptáculo engrossado com uma abertura estreita para o exterior; o receptáculo torna-se então o fruto carnoso. A espécie de que temos melhor conhecimento é o figo comestível, *Ficus carica*. Algumas formas cultivadas são inteiramente pistiladas e não necessitam de polinização para o desenvolvimento do fruto, mas em *F. carica* selvagem são produzidos três tipos de receptáculos em diferentes épocas do ano. (Outras espécies são menos complicadas, mas o ciclo de vida é semelhante.) No inverno, as flores são principalmente neutras (pistiladas estéreis), com poucas flores estaminadas perto da abertura. Fêmeas diminutas da vespa *Blastophaga psenes* invadem o receptáculo, ovopositam nas flores neutras e depois morrem. Cada larva de vespa, então, completa seu desenvolvimento no ovário de uma flor, mas os machos eclodem antes, abrem caminho nas sementes ocupadas pelas fêmeas e acasalam com elas. No começo do verão, as fêmeas emergem, recebendo pólen na entrada das flores estaminadas, que abriram pouco antes.

As fêmeas fertilizadas transportam o pólen para um segundo tipo de receptáculo, contendo flores neutras e pistiladas, onde elas ovopositam. As flores neutras, incapazes de produzir sementes, têm um estilete curto: as vespas podem chegar, para ovopositar nos ovários, onde se desenvolvem. As flores pistiladas, contudo, possuem estiletes longos, de modo que as vespas não conseguem alcançar os ovários, e seus ovos não se desenvolvem, mas ao depositarem esses ovos, elas fertilizam as flores, que produzem sementes. Portanto, esses receptáculos geram uma combinação de sementes viáveis (que beneficiam a figueira) e vespas dos figos adultas (que obviamente beneficiam as vespas, mas também beneficiam as figueiras, já que elas são seus polinizadores). Seguindo uma outra seqüência de desenvolvimento de vespas, as fêmeas fertilizadas emergem no outono, e uma diversidade de outros animais come o fruto e dispersa as sementes. As vespas emergentes no outono ovopositam no terceiro tipo de receptáculo contendo apenas flores neutras, das quais as vespas emergem no inverno para iniciar o ciclo outra vez.

FIGURA 13.9 Vespas de figos sobre um figo em desenvolvimento. Reproduzido com permissão de Gregory Dimijian /Science Photo Library.

Esse caso, então, além de ser uma peça fascinante de história natural, é um bom exemplo de um mutualismo em que os interesses dos dois participantes, no entanto, parecem não coincidir. Especificamente, a proporção ótima de flores que se desenvolve em sementes de figo e de vespas dos figos é diferente para as duas partes, e seria razoável esperar uma correlação negativa entre as duas: sementes produzidas às expensas de vespas e vice-versa (Herre e West, 1997). Na realidade, a detecção dessa correlação negativa, e, portanto, a demonstração do conflito de interesse revelou-se enganosa por razões que com freqüência se aplicam em estudos de ecologia evolutiva. As duas variáveis tendem a ser correlacionadas *positivamente*, já que ambas tendem a crescer com duas variáveis "confundíveis": o tamanho geral do fruto e a proporção geral de flores em um fruto que são visitadas por vespas. Herre e West (1997), entretanto, ao analisarem dados de nove espécies de figueiras do Novo Mundo, puderam superar isso de uma maneira que em geral é aplicável em tais situações. Por meio de alteração das variáveis confundíveis, eles controlaram estatisticamente (perguntando, na prática, qual seria a relação entre quantidades de sementes e vespas em um fruto de tamanho constante, em que uma proporção constante de flores foi visitada) e depois puderam revelar uma correlação negativa. A figueira e a vespa do figo parecem ter evoluído em uma batalha quase evolutiva.

Um conjunto semelhante de mutualismos, e também muito estudado, ocorre entre as 35 a 50 espécies de *Yucca*, plantas que vivem nas Américas do Norte e Central, e as 17 espécies de mariposas de yuccas, 13 das quais foram recentemente descritas, a partir de 1999 (Pellmyr e Leebens-Mack, 2000). Uma mariposa fêmea utiliza "tentáculos" especializados para coletar simultaneamente grãos de pólen de várias anteras de uma flor, os quais ela coloca, após, na flor de outra inflorescência (promovendo a reprodução), onde ovoposita nos ovários e cuidadosamente deposita o pólen, novamente usando seus tentáculos. O desenvolvimento das larvas da mariposa requer uma polinização exitosa, uma vez que flores não-polinizadas morrem rapidamente, mas as larvas também consomem sementes nas suas cercanias, embora muitas outras sementes se desenvolvam plenamente. Para completar seu desenvolvimento, as larvas caem no solo para atravessar o estado de pupa, emergindo um ou mais anos mais tarde, durante a estação de florescimento da yucca. O sucesso reprodutivo de uma mariposa fêmea adulta, portanto, não está vinculado ao de uma yucca individualmente, do mesmo modo como ocorrem com os das vespas fêmeas dos figos e as figueiras.

Thompson (1995) realizou uma revisão detalhada da dispersão de sementes e dos mutualismos da polinização, proporcionando uma apreciação completa dos processos que podem levar à evolução de tais mutualismos.

13.5 Mutualismos com habitantes intestinais

Grande parte dos mutualismos discutidos até aqui dependeu de padrões de comportamento em que nenhuma das espécies vive inteiramente "dentro" do seu parceiro. Em muitos outros mutualismos, um dos parceiros é um eucarioto unicelular ou uma bactéria, que está integrada quase permanentemente à cavidade corporal ou mesmo às células do seu parceiro multicelular. Os representantes da microbiota que ocupam partes de diferentes canais alimentares de animais são os simbiontes extracelulares melhor conhecidos.

FIGURA 13.10 Os tratos digestivos de mamíferos herbívoros são comumente modificados para proporcionar câmaras de fermentação habitadas por ricas fauna e flora ou microrganismos. (a) Um coelho, com uma câmara de fermentação no ceco expandido. (b) Uma zebra, com câmaras de fermentação no ceco e no colo. (c) Uma ovelha, com fermentação no intestino anterior em uma porção ampliada do estômago, do rume e do retículo. (d) Um canguru, com uma câmara de fermentação alongada na porção proximal do estômago (segundo Stevens e Hume, 1998).

13.5.1 Intestinos de vertebrados

O papel fundamental de micróbios na digestão de celulose por vertebrados herbívoros tem sido avaliado há muito tempo, mas agora acredita-se que os tratos gastrintestinais de todos os vertebrados são povoados por uma microbiota mutualista (revisado em Stevens e Hume, 1998). Protozoários e fungos estão normalmente presentes, mas os principais contribuintes para esses processos de "fermentação" são as bactérias. Sua diversidade é maior na região do intestino, onde o pH é relativamente neutro e os períodos de retenção de alimento são relativamente longos. Em pequenos mamíferos (p. ex., roedores, coelhos e lebres), o ceco é a principal câmara de fermentação, e nos mamíferos não-ruminantes maiores, como os cavalos, o colo é o local principal, como o é nos elefantes, que, como os coelhos, praticam a coprofagia (consumo das próprias fezes) (Figura 13.10). Em ruminantes, como bovinos, ovinos, cangurus e outros marsupiais, a fermentação ocorre em estômagos especializados.

A base do mutualismo é direta. Os micróbios recebem um fluxo constante de substratos para o crescimento,

em forma de alimento ingerido, mastigado e parcialmente homogeneizado. Eles vivem dentro de uma câmara com regulação de pH e temperatura (em animais endotérmicos), e as condições anaeróbicas são mantidas. Os hospedeiros vertebrados, em especial os herbívoros, são nutridos por alimento que, de certo modo, seria indigerível para eles. As bactérias produzem ácidos graxos de cadeias curtas (SCFAs, *short-chain fatty acids*) pela fermentação da celulose e do amido da dieta do hospedeiro, além dos carboidratos endógenos contidos no muco do hospedeiro e das células epiteliais desprendidas. Os SCFAs são muitas vezes a principal fonte de energia para o hospedeiro; por exemplo, eles suprem mais do que 60% das necessidades energéticas de manutenção de bovinos, e 29 a 79%, de ovinos (Stevens e Hume, 1998). Os micróbios também convertem compostos de nitrogênio (aminoácidos que escapam da absorção no intestino médio, uréia não-excretada pelo hospedeiro, muco e células desprendidas) em amônia e proteína microbiana, conservando nitrogênio e água. Além disso, eles sintetizam vitaminas B. A proteína microbiana é útil ao hospedeiro, se ela puder ser digerida – por fermentadores do intestino anterior e seguindo a coprofagia em fermentadores do intestino posterior –, mas a amônia geralmente não é útil e pode até ser tóxica ao hospedeiro.

13.5.2 Intestinos dos ruminantes

O estômago dos ruminantes compreende estômago anterior de três partes (rume, retículo e omaso), seguido de um abomaso secretor de enzimas, que é similar ao estômago da maioria dos vertebrados. O rume e o retículo são os principais locais de fermentação, e o omaso serve em grande parte para transferir material para o abomaso. Apenas partículas com um volume de cerca de 5 mL ou menos podem passar do retículo para o omaso; o animal regurgita e mastiga novamente as partículas maiores (processo de ruminação). No rume, estão presentes densas populações de bactérias (10^{10} a 10^{11} mL^{-1}) e protozoários (10^{5} a 10^{6} mL^{-1}, mas ocupando um volume semelhante ao das bactérias). As comunidades bacterianas do rume são compostas quase exclusivamente por anaeróbios obrigatórios – muitos são mortos de modo instantâneo por exposição ao oxigênio –, mas eles desempenham uma grande variedade de funções (subsistem sobre uma grande variedade de substratos) e geram uma ampla gama de produtos (Tabela 13.1). Celulose e outras fibras são os constituintes importantes da dieta de ruminantes, e estes não dispõem das enzimas para digeri-las. As atividades celulolíticas da microflora do rume são, portanto, de importância decisiva. Todavia, nem todas as bactérias são celulolíticas: muitas subsistem sobre substratos (lactato, hidrogênio) gerados no rume por outras bactérias.

Os protozoários no intestino constituem também uma mistura complexa de especialistas. A maioria são ciliados holótricos e entodiniomorfos. Poucos podem digerir celulose. Os ciliados celulolíticos possuem celulases intrínsecas, embora alguns outros protozoários possam usar simbiontes bacterianos. Alguns consomem bactérias: em sua ausência, o número de bactérias cresce. Alguns dos entodiniomorfos consomem outros protozoários. Desse modo, os diversos processos de competição, de predação e de mutualismo, além das cadeias alimentares características de comunidades terrícolas e aquáticas na natureza, estão presentes dentro do microcosmo do rume.

TABELA 13.1 Diversas espécies de bactérias do rume, ilustrando sua ampla gama de funções e a ampla diversidade de produtos gerados por elas (segundo Allison, 1994; Stevens e Hume, 1998)

Espécie	*Função*	*Produtos*
Bacteroides succionogenes	C, A	F, A, S
Ruminococcus albus	C, X	F, A, E, H, C
R. flavefaciens	C, X	F, A, S, H
Butyrivibrio fibrisolvens	C, X, PR	F, A, L, B, E, H, C
Clostridium lochheadii	C, PR	F, A, B, E, H, C
Streptococcus bovis	A, SS, PR	L, A, F
B. amylophilus	A, P, PR	F, A, S
B. ruminicola	A, X, P, PR	F, A, P, S
Succinimonas amylopytica	A, D	A, S
Selenomonas ruminantium	A, SS, GU, LU, PR	A, L, P, H, C
Lachnospira multiparus	P, PR, A	F, A, E, L, H, C
Succinivibrio dextrinosolvens	P, D	F, A, L, S
Methanobrevibacter ruminantium	M, HU	M
Methanosarcina barkeri	M, HU	M, C
Spirochete species	P, SS	F, A L, S, E
Megasphaera elsdenii	SS, LU	A, P, B, V, CP, H, C
Lactobacillus sp.	SS	L
Anaerovibrio lipolytica	L, GU	A, P, S
Eubacterium ruminantium	SS	F, A, B, C

Funções: A = amilolítica, C = celulolítica; D = dextrinolítica; GU = uso de glicerol; HU = usuária de hidrogênio, L = lipolítica; LU = uso de lactato; M = metanogênica; P = pectinolítica; PR = proteolítica; SS = principal fermentadora de açúcar solúvel; X = xilanolítica
Produtos: A = acetato; B = butirato; C = dióxido de carbono; CP = caproato; E = etanol; F = formato, H = hidrogênio; L = lactato; M = metano; P = propionato; S = succinato; V = valerato

13.5.3 Refecação

O consumo de fezes é um tabu entre os humanos, presumivelmente devido a alguma combinação de evolução biológica e cultural em resposta a riscos para a saúde impostos por micróbios patogênicos, incluindo muitos que são relativamente inofensivos no intestino posterior, mas patogênicos em muitas regiões anteriores. Entretanto, para muitos vertebrados, micróbios simbiontes que vivem no intestino posterior, além de regiões onde é possível uma efetiva absorção de nutrientes, são um recurso que também é bom para consumo. Assim, coprofagia (ingestão de fezes) ou refecação (ingestão das próprias fezes) é uma prática regular em muitos pequenos mamíferos herbívoros. Esse processo é refinado em espécies como coelhos, que exibem um "mecanismo de separação no colo", o qual lhes permite a produção separada de pelotas fecais secas (não-nutritivas) e macias (mais nutritivas), as quais eles consomem separadamente. Estas contêm níveis altos de SCFAs, proteína microbiana e vitamina B, podendo fornecer 30% das demandas de nitrogênio de um coelho e mais vitaminas B do que eles necessitam (Björnhag, 1994; Stevens e Hume, 1998).

13.5.4 Intestino dos cupins

Os cupins são insetos sociais da ordem Isoptera, muitos dos quais dependem de mutualistas para a digestão da madeira. Os cupins primitivos se alimentam diretamente da madeira, e grande parte da celulose, das hemiceluloses e possivelmente das ligninas são digeridas por mutualistas no intestino (Figura 13.11), onde a pança (parte do ceco segmentado) forma uma câmara de fermentação microbiana. No entanto, os cupins avançados (75% de todas as espécies) dependem muito mais fortemente da sua própria celulase (Hogan *et al.*, 1998). Os cupins de um terceiro grupo (Macrotermitinae) cultivam fungos digestores de madeira, os quais eles consomem junto com a própria madeira, cuja digestão é auxiliada por celulases fúngicas.

Os cupins praticam refecação, de modo que o material alimentar passa ao menos duas vezes pelo intestino, e os micróbios produzidos durante a primeira passagem podem ser digeridos na segunda vez. O principal grupo de microrganismos na pança de cupins primitivos são protozoários flagelados anaeróbicos. As bactérias também estão presentes, mas não podem digerir celulose. Os protozoários engolem partículas de madeira e fermentam a celulose dentro de suas células, liberando dióxido de carbono e hidrogênio. Os principais produtos absorvidos subseqüentemente pelos hospedeiros, são SCFAs (como em vertebrados), mas nos cupins a absorção é sobretudo do ácido acético.

A população bacteriana do intestino dos cupins é menos conspícua do que a do rume, mas parece fazer parte de dois mutualismos distintos, que veremos a seguir:

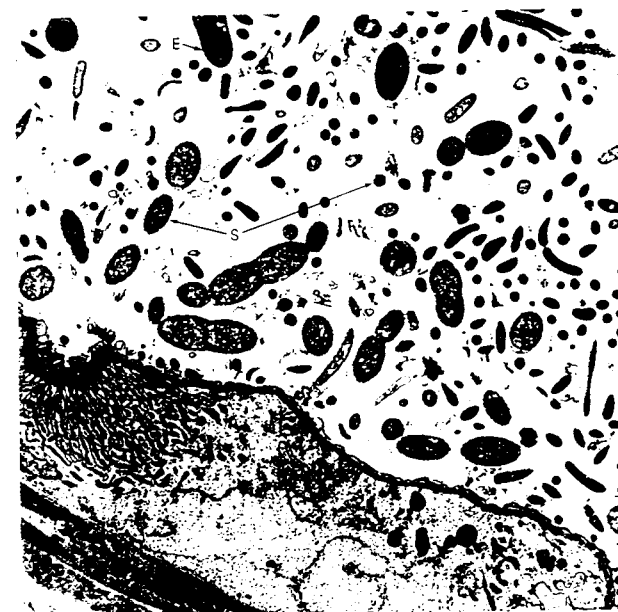



FIGURA 13.11 Micrografia eletrônica de uma secção fina da pança do cupim *Reticulitermes flavipes*. Grande parte da flora é composta de agregados de bactérias. Entre elas podem ser vistas bactérias formadoras de endósporos (E), espiroquetas (S) e protozoários (segundo Breznak, 1975)

1. Os espiroquetas tendem a concentrar-se na superfície dos flagelados. Os espiroquetas possivelmente recebem nutrientes dos flagelados, e estes adquirem mobilidade dos movimentos dos espiroquetas: um par de mutualistas vivendo dentro de uma terceira espécie.
2. Algumas bactérias no intestino do cupim são capazes de fixar nitrogênio gasoso – aparentemente o único exemplo estabelecido de forma clara de simbiontes fixadores de nitrogênio em insetos (Douglas, 1992). A fixação de nitrogênio pára quando são aplicados antibióticos antibacterianos (Breznak, 1975), e a taxa de fixação de nitrogênio diminui de forma brusca, se houver aumento do conteúdo de nitrogênio da dieta.

13.6 Mutualismo dentro de células animais: simbioses de micetócitos de insetos

Nas simbioses de micetócitos entre microrganismos e insetos, os microrganismos herdados maternalmente são encontrados dentro do citoplasma de células especializadas (micetócitos), e a interação é inquestionável. Esta é necessária aos insetos pelos benefícios nutricionais aos microrganismos, como fornecedores-chave de aminoácidos, de lipídeos e de vitaminas essenciais, assim como para a própria existência dos microrganismos (Douglas, 1998). As simbioses são encontradas em uma grande variedade de tipos de insetos e são universalmente – ou quase – presentes em baratas, homópteros, percevejos, piolhos sugadores, moscas tsétsé, besouros lictídeos e formigas camponotídeos. Elas evoluíram de maneira independente em grupos distintos de microrganismos e seus insetos parceiros, mas em todos os casos os insetos vivem com dietas nutricionalmente pobres ou não-equilibradas: seiva floemática, sangue de vertebrados, madeira, entre outros. Na maioria das vezes, os simbiontes são diferentes tipos de bactérias, embora em alguns insetos estejam presentes as leveduras.

Entre essas simbioses, as interações entre afídeos e bactérias do gênero *Buchnera* (Douglas, 1998) são as que mais se conhecem os detalhes. Os micetócitos são encontrados no hemocelo do afídeo, e as bactérias ocupam cerca de 60% do citoplasma dos micetócitos. As bactérias não podem ser produzidas em cultura no laboratório e nunca foram encontradas em outros locais além dos micetócitos de afídeos, mas a extensão e a natureza do benefício que elas trazem a estes podem ser estudadas a partir da remoção de *Buchnera*, mediante tratamento destas com antibióticos. Tais afídeos "apossimbióticos" crescem muito lentamente e se desenvolvem em adultos que produzem pouca ou nenhuma descendência. A função mais fundamental executada pelas bactérias é produzir aminoácidos essenciais ausentes na seiva do floema de aminoácidos não-essenciais, como glutamato; o tratamento antibiótico confirma que os afídeos não podem, sozinhos, executar tal função. Além disso, contudo, *Buchnera* parece fornecer outros benefícios, pois os afídeos simbióticos ainda superam afídeos apossimbióticos, quando os últimos são providos de todos os aminoácidos essenciais, mas estabelecendo outras funções nutricionais indefiníveis.

A interação afídeo-*Buchnera* proporciona também um excelente exemplo de como uma associação íntima entre mutualistas pode ligá-los em níveis ecológico e evolutivo. As *Buchnera* têm transmissão transovariana, ou seja, elas passam da mãe para sua descendência em seus ovos. Portanto, uma linhagem de afídeos sustenta uma única linhagem correspondente de *Buchnera*, e esta é, sem dúvida, a razão das filogenias estritamente congruentes de espécies de afídeos e de *Buchnera*: cada espécie de afídeo tem sua própria espécie de *Buchnera* (ver, por exemplo, Figura 13.12). Além disso, esses estudos moleculares, que permitem reconstruir a filogenia de *Buchnera*, também sugerem que os afídeos adquiriram *Buchnera* apenas uma vez em sua história evolutiva, aparentemente há 160 a 280 milhões de anos; isso ocorreu após as únicas duas famílias de afídeos sem simbiose de micetócitos, Philloxeridae e Adelgidae, terem divergido da linhagem principal de afídeos (Moran *et al.*, 1993). Proporcionando uma tendência final, os únicos outros afídeos sem *Buchnera* (na família Hormaphididae) parecem tê-las perdido secundariamente na sua história evolutiva, mas funcionam como hospedeiros para leveduras simbióticas (Douglas, 1998). Parece mais provável que as leveduras desalojaram competitivamente as bactérias, em vez de estas terem sido perdidas e posteriormente as leveduras terem sido adquiridas.

Por fim, Douglas (1998) também salienta que todos Homoptera que se alimentam da seiva do floema nutricionalmente deficiente têm simbioses de micetócitos, incluindo os afídeos descritos. Já os que mudaram secundariamente em sua história evolutiva, para se alimentar de células vegetais intactas, perderam a simbiose. Isso é, então, uma ilustração de uma perspectiva evolutiva comparativa que, mesmo em simbioses claramente mutualistas como essas, o benefício é *líquido*. Ao mesmo tempo que as exigências do inseto são reduzidas, como na mudança de dieta, o equilíbrio dos custos e benefícios dos simbiontes também é alterado. Neste caso, os custos claramente sobrepujam os benefícios em uma dieta alterada: aqueles insetos que *perdem* seus simbiontes têm sido favorecidos por seleção natural.

13.7 Simbiontes fotossintéticos dentro de invertebrados aquáticos

As algas são encontradas dentro de tecidos de uma variedade de animais, particularmente no filo Cnidaria. Nas simbioses de ambiente de água doce, *Chlorella* é em geral a alga simbionte. Em *Hydra viridis*, por exemplo, células de *Chlorella* estão presentes em grandes quantidades ($1{,}5 \times 10^5$ por hidróide) dentro de células digestivas da endoderme. Na luz, a *Hydra* recebe fotossintatos das algas além de 50 a 100% das suas

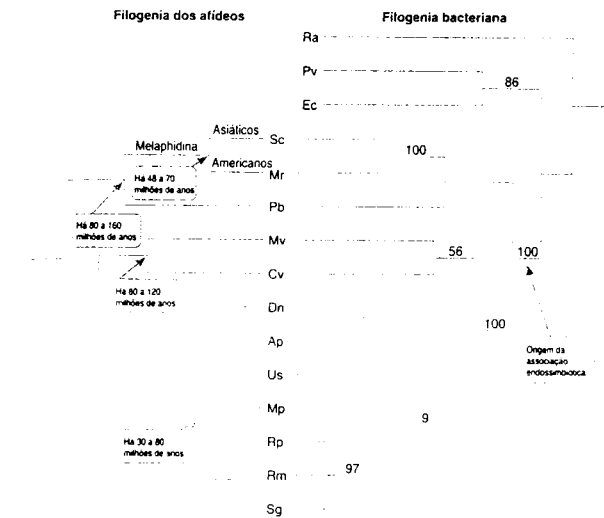



FIGURA 13.12 Filogenia de afídeos selecionados e seus correspondentes endossimbiontes primários. Outras bactérias são mostradas para comparação. A filogenia dos afídeos (segundo Heie, 1987) é apresentada à esquerda, e a das bactérias, à direita. As linhas tracejadas conectam os afídeos e bactérias associados. São incluídas na filogenia três espécies de bactérias não-simbiontes: Ec = *Escherichia coli*; Pv = *Proteus vulgaris*; Ra = *Ruminobacter amylophilus* (um simbionte do rume). As distâncias junto às ramificações estão apresentadas de maneira aproximadamente proporcional ao tempo (segundo Mora *et al.*, 1993). Espécies de afídeos: Ap = *Acyrthosiphon pisum*; Cv = *Chaitophorus viminalis*; Dn = *Diuraphis noxia*; Mp = *Myzus persicae*; Mr = *Melaphis rhois*; Mv = *Mindarus victoriae*; Pb = *Pemphigus betae*; Rm = *Rhopalosiphum maidis*; Rp = *Rhodalosiphon padi*; Sc = *Schlectendalia chinensis*; Sg = *Schizaphis graminum*; Us = *Uroleucon sonchi*.

necessidades de oxigênio. Ela pode também usar alimento orgânico. No entanto, quando a *Hydra* é mantida no escuro, sendo suprida diariamente com alimento orgânico, uma população reduzida de algas continua existindo, ao menos durante seis meses, e retorna à situação normal dentro de dois dias de exposição à luz (Muscatine e Pool, 1979). Assim, na presença dos seus simbiontes e dependendo das condições e recursos locais, a *Hydra* pode ter comportamento tanto autotrófico quanto heterotrófico. Admite-se então a existência de processos reguladores harmonizando o crescimento do endossimbionte e do seu hospedeiro (Douglas e Smith, 1984), como presumivelmente em todas as simbioses desse tipo. Se não fosse assim, os simbiontes cresceriam excessivamente e matariam o hospedeiro, ou não conseguiriam acompanhar o crescimento do hospedeiro e ficariam diluídos neste.

Existem muitos registros de íntima associação entre algas e protozoários no plâncton marinho. No ciliado *Mesodinium rubrum*, por exemplo, observam-se "cloroplastos" que parecem ser algas simbióticas. O consórcio mutualista de protistas e algas pode fixar dióxido de carbono e absorver nutrientes minerais, formando com freqüência densas populações conhecidas como "marés vermelhas" (p. ex., Crawford *et al.*, 1997). Em tais populações têm sido registradas taxas de produção extraordinariamente altas (superiores a 2 g m^{-3} h^{-1} de carbono), que provavelmente são os níveis mais altos de produtividade primária registrada em populações de microrganismos aquáticos.

13.7.1 Corais construtores de recife e descoramento de corais

Em termos de biomassa, já observamos que os mutualismos dominam os ambientes do mundo. Os recifes de coral proporcionam um exemplo importante: os corais construtores de recife (um outro dramático exemplo de engenharia autogênica de ecossistemas – ver Seção 13.1) representam de fato associações mutualistas entre Cnidaria heterotróficos e dinoflagelados fototróficos do gênero *Symbiodinium*. Esse tipo de recife ilustra, também, a vulnerabilidade potencial da mais preponderante das características "engendradas" de hábitat. Desde que foi descrito pela primeira vez, em 1984, houve registros de "descoramento de corais", ou seja, o branqueamento de corais resultante da perda dos endossimbiontes e/ou dos seus pigmentos fotossintéticos (Brown, 1997). O descoramento ocorre em especial como resposta a temperaturas extraordinariamente elevadas (como as observadas em Phuket, na Tailândia: Figura 13.13a), mas também como resposta a intensidades altas da radiação solar ou mesmo a doenças. Desse modo, parece provável que os episódios de descoramento se tornem progressivamente freqüentes à medida que as temperaturas globais aumentam (Figura 13.13a; ver Seção 2.8.2), o que é uma causa particular de preocupação, pois alguns desses episódios têm sido seguidos de mortalidade em massa de corais. Isso se torna aparente em Phuket, por exemplo, juntamente com os episódios de descoramento de 1991 e 1995 (Figura 13.13b). (Por outro lado, uma perda mais catastrófica ocorreu em 1987, como resultado não de descoramento, mas de atividade de draga-

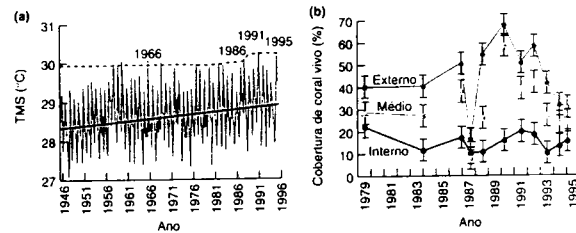



FIGURA 13.13 (a) Temperaturas médias mensais na superfície do mar (TSM) (SSTs, *sea surface temperatures*), em áreas de Phuket, Tailândia, de 1945 a 1995. É mostrada a linha de regressão para todos os pontos ($P < 0{,}001$). A linha tracejada traçada a 30,11°C representa uma tentativa de limiar de descoramento. Os anos que superam esse limiar são apresentados: o descoramento foi observado em 1991 e 1995, mas não-monitorado antes daquele ano. (b) Porcentagem média da cobertura de coral (± EP) nos planos interno (———), médio (   ) e externo (———) do recife em Phuket, Tailândia, no período de 1979 a 1995 (segundo Brown, 1997).

gem; e o declínio em cobertura no início da década de 1990 pareceu ser conseqüência de uma *interação* entre descoramento e uma variedade de distúrbios humanos locais.)

Evidentemente, não podemos ser complacentes a respeito dos efeitos do aquecimento global nos recifes de coral – e é provável que sempre *existam* distúrbios humanos com os quais os efeitos de descoramento podem interagir – mas também sabemos que os corais de recife são capazes de se aclimatar às mudanças das condições que podem induzir descoramento e de recuperar-se de episódios de descoramento. Sua adaptabilidade é ilustrada por um outro estudo em Phuket. Durante o episódio de 1995, foi observado que o descoramento no coral *Goniastrea aspera* ocorreu predominantemente nas superfícies voltadas para leste. As superfícies voltadas para oeste sofrem maior exposição à radiação solar, que também tende a causar descoramento. Isso, portanto, sugere que nos corais voltados para oeste foi desenvolvida uma tolerância ao descoramento. Tal diferença de tolerância foi confirmada experimentalmente (Figura 13.14): houve pouco ou nenhum descoramento nas superfícies voltadas para oeste "adaptadas" a altas temperaturas.

Enquanto isso, um outro estudo de descoramento de corais adiciona à crescente percepção que mutualismos aparentemente simples, envolvendo duas espécies, podem ser mais complexos e sutis do que se pode imaginar. Os corais caribenhos *Montastraea annularis* e *M. faveolata*, ecologicamente dominantes, hospedam três "espécies" ou "filotipos" de *Symbiodinium* completamente separadas (designadas *A*, *B* e *C* e distinguíveis apenas por métodos genéticos). Os filotipos *A* e *B* são comuns em hábitats mais rasos, com irradiância alta, e *C* predomina em locais mais profundos, com irradiância mais baixa, o que é ilustrado por comparações de colônias de diferentes profundidades e de amostras de diferentes profundidades dentro de uma colônia (Figura 13.14b). No outono de 1995, após um período prolongado acima da temperatura média máxima de verão, ocorreu descoramento em *M. annularis* e *M. faveolata* em recifes mais afastados da costa do Panamá e em outro lugar. O descoramento, entretanto, foi raro nos locais mais rasos e nos mais profundos, mas foi mais aparente nas colônias mais rasas de locais sombreados e em colônias mais profundas de locais expostos. Uma comparação de amostras adjacentes antes e após o descoramento propicia uma explicação (Figura 13.14c). O descoramento resultou de perda seletiva de *Symbiodinium C*. Ele parece ter ocorrido em locais que mantêm a espécie *C* e uma ou as outras duas espécies, perto do limite de irradiância de *C* sob condições não-descorantes. Em locais de água profunda sombreada, dominados por *C*, as temperaturas altas em 1995 não foram suficientes para expor *C* às condições de descoramento. Os locais mais rasos foram ocupados pelas espécies *A* e *B*, que não eram suscetíveis ao descoramento nessas temperaturas. No entanto, ocorreu descoramento quando *C* estava inicialmente presente, mas foi deslocada para além dos seus limites pelo aumento da temperatura. Nesses locais, a perda de *C* tipicamente ficou perto de 100%, *B* decresceu em torno de 14%, mas *A* mais do que duplicou em três de cinco instâncias.

Portanto, parece que, primeiro, o mutualismo coral-*Symbiodinium* envolve uma gama de endossimbiontes que permite que os corais se desenvolvam em uma faixa mais ampla de hábitats do que seria possível. Segundo, observando o mutualismo pelo lado da alga, os endossimbiontes precisam estar constantemente empenhados em uma batalha competitiva, cujo equilíbrio se altera no espaço e no tempo (ver Seção 8.5). Por fim, o descoramento (e a subseqüente recuperação) e possivelmente também a "adaptação" do tipo descrito podem ser vistos como manifestações dessa batalha competitiva: não decomposições e reconstruções de uma simples associação de duas espécies, mas mudanças em uma comunidade simbiótica complexa.

13.8 Mutualismos envolvendo plantas superiores e fungos

Diversas associações simbióticas são formadas entre plantas superiores e fungos. O importante grupo de fungos Ascomicetos, da família Clavicipitaceae, cresce em tecidos de muitas espécies de gramíneas e de poucas espécies de ciperáceas. A família inclui gêneros facilmente reconhecidos como parasitos (p. ex., *Claviceps*, o fungo da cravagem, e *Epichloe*, a doença do "estrangulamento" de gramíneas), outros que são claramente mutualistas e um grande número com custos e benefícios incertos. Os micélios caracteristicamente se desenvolvem como filamentos ramificados de maneira esparsa através de espaços intercelulares ao longo do eixo de folhas e caules, mas não são encontrados em raízes. Muitos dos fungos simbióticos produzem poderosos alcalóides tóxicos que conferem alguma proteção contra animais predadores (essa evidência é revista em Clay, 1990) e, talvez mais importante, desencorajam predadores de sementes (Knoch *et al.*, 1993).

FIGURA 13.14 Aclimação de corais e recuperação do descoramento. (a) Densidade de algas em amostras do oeste (barras mais claras) e do leste (barras mais escuras) do coral *Goniastrea aspera*, antes e após exposição à temperatura elevada (34°C) e ambiente (27°C), por 68 h. São apresentados os valores médios; as linhas dos erros representam 1 DP ($n = 5$) (segundo Brown *et al.*, 2000). (b) Comunidades simbiontes em outro coral, *Montastraea annularis*, coletadas em janeiro de 1995, ao longo da costa do Panamá. Cada símbolo representa uma amostra que continha táxons de *Symbiodinium A*, *B* ou *C*, ou mistura de táxons sumarizadas de acordo com o código mostrado abaixo. As colunas nos dados representam colônias individuais de corais (a profundidade cresce da esquerda para a direita) e as fileiras representam locais de irradiância mais alta (fileiras 1 e 2) e mais baixa (fileiras 3 e 4), como definido no diagrama à esquerda (segundo Rowan *et al.*, 1997). (c) Comunidades simbiontes correspondentes próximas à região de descoramento de *Symbiodinium C* antes (janeiro de 1995) e durante (outubro de 1995) um episódio de descoramento de coral. Densidades de *A* (cinza), *B* (branco) e *C* (laranja) antes e durante descoramento (barras esquerda e direita de cada par, respectivamente) em amostras registradas em comunidades *B* + *C* (3 a 10), *A* + *C* (3 a 7) e *ABC* (segundo Rowan *et al.*, 1997).

Em raízes, ocorre um mutualismo completamente diferente de fungos com plantas superiores. A maioria das plantas superiores tem micorrizas – mutualismos íntimos entre fungos e tecido da raiz. As plantas de apenas poucas famílias, como as Cruciferae, são uma exceção. De modo geral, as redes fúngicas em micorrizas retiram nutrientes do solo e os transportam para as plantas em troca de carbono. Muitas espécies de plantas podem viver sem seus fungos micorrízicos em solos, onde nem nutrientes nem água são limitantes. Porém, no severo mundo das comunidades vegetais, as simbioses, se não estritamente obrigatórias, são "ecologicamente obrigatórias". Isto é, elas são necessárias para a sobrevivência dos indivíduos na natureza (Buscot *et al.*, 2000). O registro fóssil sugere que as primeiras plantas terrícolas também foram muito infectadas. Essas espécies não dispunham de pêlos de raízes – em alguns casos, até mesmo de raízes –, e a colonização inicial da terra pode ter dependido da presença dos fungos, para estabelecer o íntimo contato necessário entre plantas e substratos.

Em geral, são reconhecidos três principais tipos de micorrizas. As micorrizas arbusculares são encontradas em mais de dois terços de todas as espécies vegetais, incluindo a maioria das espécies não-lenhosas e árvores tropicais. Fungos ectomicorrízicos formam simbioses com muitas árvores e arbustos, dominando florestas boreais e temperadas, bem como algumas florestas fluviais tropicais. Por fim, as micorrizas ericóides são encontradas nas espécies dominantes dos urzais do hemisfério norte (Ericaceae) e da Austrália (Epacridaceae).

13.8.1 Ectomicorrizas

Estima-se que 5 mil a 6 mil espécies de fungos Basidiomicetos e Ascomicetos formem ectomicorrizas (ECMs) em raízes de árvores (Buscot *et al.*, 2000). As raízes infectadas em geral estão concentradas na camada de serrapilheira. Os fungos formam uma bainha ou capa de espessura variável ao redor das raízes. A partir desse revestimento, as hifas se estendem até a serrapilheira, extraindo nutrientes e água, e também produzindo grandes corpos frutíferos que liberam uma grande quantidade de esporos dispersados pelo vento. O micélio também se estende para o interior da bainha, penetrando entre as células do córtex da raiz, para propiciar um íntimo contato célula-a-célula com o hospedeiro, e estabelecendo uma interface com uma grande área de superfície para a troca de foto-assimilados, água do solo e nutrientes entre a planta hospedeira e seu fungo parceiro. O fungo geralmente induz alterações morfogenéticas nas raízes dos hospedeiros, que cessam seu crescimento apical e permanecem curtas (Figura 13.15). As raízes que penetram em camadas mais profundas do solo, menos ricas organicamente, continuam a alongar-se.

Os fungos ECM (para revisão, ver Buscot *et al.*, 2000) são eficazes na extração de suprimentos esparsos e fragmentados de fósforo e, em especial, nitrogênio da camada de serrapilheira da floresta. Sua alta diversidade em espécies presumivelmente reflete uma diversidade correspondente de nichos nesse ambiente (embora essa diversidade de nichos não possa ser demonstrada). O carbono flui da planta para o fungo, principalmente na forma de açúcares simples: as hexoses glicose e frutose. O consumo fúngico desses açúcares pode representar mais de 30% da taxa líquida de produção de fotossintatos das plantas. As plantas, no entanto, são limitadas por nitrogênio, pois na serrapilheira da floresta as taxas de mineralização deste elemento (conversão de formas orgânicas em inorgânicas) são baixas, e o nitrogênio inorgânico está disponível principalmente como amônia. Dessa forma, é crucial para as árvores florestais que os fungos ECM possam ter acesso ao nitrogênio orgânico diretamente mediante a degradação enzimática, utilizar amônio como fonte preferencial de nitrogênio inorgânico e envolver as zonas de esgotamento de amônio por meio de crescimento extensivo das hifas. Contudo, a idéia de que essa relação entre os fungos e suas plantas hospedeiras seja mutuamente explorativa, em vez de "agradável", é enfatizada pela sua receptividade às circunstâncias em mudança. O crescimento ECM é diretamente relacionado à taxa de fluxo de hexoses procedentes da planta. Porém, quando a disponibilidade direta de nitrato para as plantas é alta, seja naturalmente ou por meio de suplementação artificial, o metabolismo vegetal se afasta da produção (e exportação) de hexoses e é direcionado para a síntese de aminoácidos. Como conseqüência, a ECM se degrada; as plantas parecem sustentar a ECM apenas tanto quanto for necessário para elas.

13.8.2 Micorrizas arbusculares

As micorrizas arbusculares (MAs) não formam uma bainha, mas penetram nas raízes do hospedeiro, sem, no entanto, alterar a morfologia destas. As raízes tornam-se infectadas pelo micélio presente no solo ou por tubos que se desenvolvem de esporos assexuais; tais tubos são muito grandes e produzidos em pequenas quantidades – um grande contraste com os fungos ECM. Inicialmente, o fungo cresce entre as células do hospedeiro, mas após penetra nelas e forma um "arbúsculo" intracelular finamente ramificado. Os fungos responsáveis pertencem a um filo distinto, Glomeromycota (Schüßler *et al.*, 2001). Embora originalmente divididos em cerca de apenas 150 espécies, sugerindo uma falta de especificidade ao hospedeiro (uma vez que existem muito mais espécies de hospedeiros), métodos genéticos modernos têm revelado uma diversidade muito maior de fungos MA, e existe uma evidência crescente de diferenciação de nichos entre eles. Por exemplo, quando 89 amostras de raízes foram retiradas de três espécies de gramíneas que coocorriam nas mesmas parcelas de um experimento de campo e seus fungos MA foram caracterizados utilizando-se um método genético – polimorfismo do comprimento do fragmento por restrição terminal (*terminal restriction fragment length polymorphism*) –, houve uma nítida separação entre as cepas de MA encontradas em diferentes hospedeiros (Figura 13.16).

FIGURA 13.15 Micorriza do pinheiro (*Pinus sylvestris*). A estrutura intumescida, bastante ramificada, é a parte da raiz modificada envolvida por uma espessa bainha de tecido fúngico (cortesia de J. Whiting, fotografia de S. Barber).

Há uma tendência em enfatizar a facilitação da absorção de fósforo como o principal benefício às plantas de simbioses de MA (o fósforo é elemento altamente imóvel no solo, que, por isso, é freqüentemente limitante ao crescimento vegetal), mas a realidade parece ser mais complexa. Os benefícios também têm sido demonstrados na absorção do nitrogênio, na proteção contra patógenos e herbivoria e na resistência a metais tóxicos (Newsham *et al.*, 1995). Certamente, existem casos em que o influxo de fósforo está fortemente relacionado ao grau de colonização de raízes por fungos de MA. Na campainha (*Hyacinthoides non-scripta*), foi demonstrado como a colonização progride durante sua fase de crescimento subterrâneo, de agosto a fevereiro, até sua fase fotossintética posterior acima do solo (Figura 13.17a). Na verdade, as campainhas cultivadas sem fungos de MA são incapazes de absorver fósforo mediante seu sistema de raízes pobremente ramificado (Merryweather e Fitter, 1995).

Por outro lado, um conjunto fatorial de experimentos examinou o crescimento da gramínea anual *Vulpia ciliata* ssp. *ambigua*, em locais no leste da Inglaterra, constatando grandes diferenças na intensidade de infecção micorrízica natural (West *et al.*, 1993). Em um tratamento, foi aplicado fosfato e, em outro, foi usado o fungicida benomyl para controlar a infecção fúngica. A fecundidade da gramínea foi muito pouco afetada por qualquer um dos tratamentos. Uma explicação foi propiciada por um outro conjunto de experimentos (Figura 13.17b), em que plântulas de *Vulpia* foram cultivadas com um fungo de MA (*Glomus* sp.), com um fungo patogênico *Fusarium oxysporum*, com ambos e sem qualquer fungo. O crescimento não foi intensificado por *Glomus* sozinho, mas foi prejudicado por *Fusarium* na ausência de *Glomus*. Quando ambos estavam presentes, o crescimento retornou aos níveis normais. Ficou evidente que a micorriza não beneficiou a economia de fósforo de *Vulpia*, mas a protegeu dos efeitos danosos do patógeno. (No experimento prévio, o benomyl presumivelmente não afetou o desempenho, pois controlou o fungo micorrízico e o patogênico).

É possível que a diferença seja que a *Vulpia*, ao contrário da campainha, possui um sistema de raízes altamente ramificado. Nesse sentido, Newsham e colaboradores (1995) propuseram um *continuum* de função de MA em relação à arquitetura das raízes, com *Vulpia* e *Hyacinthoides* voltadas para os dois extremos. As plantas com raízes finamente ramificadas têm pouca necessidade de capturar fósforo suplementar, mas o desenvolvimento desta mesma arquitetura de raízes proporciona múltiplos pontos de entrada de fitopatógenos. Em tais casos, as simbioses de MA, por isso, provavelmente evoluíram com ênfase na proteção vegetal. Os sistemas de raízes com poucos meristemas laterais são relativamente invulneráveis ao ataque patógeno, mas são pobres forrageadores de fósforo. Nestes, simbioses de MA provavelmente evoluíram com ênfase na captura de fósforo. Naturalmente, mesmo essa visão mais sofisticada da função de MA pode não representar toda a história: outros aspectos da ecologia de MA, como a proteção contra herbívoros e metais tóxicos, pode exibir variações não-relacionadas com a arquitetura das raízes.

FIGURA 13.16 Similaridade entre 89 comunidades fúngicas de micorrizas arbusculares (MA) obtida de raízes de três espécies de gramíneas coexistentes (*Agrostis capillaris*, *Poa pratensis* e *Festuca rubra*) caracterizada pelo método do polimorfismo do comprimento do fragmento por restrição terminal. Cada terminal da "árvore" é uma amostra diferente, sendo mostrada a espécie de gramínea da qual ela se originou. Amostras mais semelhantes estão mais próximas na árvore. A similaridade dentro, e a distinção entre, das comunidades fúngicas MA associadas com hospedeiros distintos são nitidamente aparentes (segundo Vandenkoornhuyse *et al.* 2003).

13.8.3. Micorrizas ericóides

Os urzais ocorrem em ambientes caracterizados por solos com níveis baixos de disponibilidade de nutrientes para as plantas, com freqüência como resultado de queimadas regulares (p. ex., mais de 80% do nitrogênio acumulado entre queimadas pode ser perdido). Portanto, não é surpresa que os urzais são dominados por muitas plantas que desenvolveram uma associação com fungos micorrízicos ericóides (Read, 1996). Isso facilita a eles a extração de nitrogênio e fósforo de camadas superficiais de detritos gerados pelas plantas. Na verdade, a conservação de urzais naturais está ameaçada por suplementação de nitrogênio e controle de queimadas, que permitem a colonização e dominância por gramíneas, as quais, se isso não acontecesse, não seriam capazes de ocorrer nesses ambientes empobrecidos.

FIGURA 13.17 Curvas ajustadas às taxas de influxo de fósforo (, eixo à esquerda) e colonização das raízes por fungos de micorriza arbuscular (MA) (- --- , eixo à direita) na campainha (*Hyacinthoides non-scripta*), durante uma única estação de crescimento (segundo Merryweather e Fitter, 1995; Newsham *et al.*, 1995). (b) Efeitos de uma combinação fatorial de *Fusarium oxysporum* (Fus) e um fungo de MA, *Glomus* sp. (Glm), no crescimento (comprimento de raízes) de indivíduos de *Vulpia*. Os valores são médias de 16 réplicas por tratamento; sobre as barras estão os erros-padrão; o asterisco denota uma diferença significativa ($P < 0.05$), em comparação de pares pelo teste de Fischer (segundo Newsham *et al.*, 1994, 1995).

A raiz da micorriza ericóide é anatomicamente simples, em comparação com outras micorrizas. Ela é caracterizada pela redução de seus tecidos vasculares e corticais, pela ausência de pêlos e pela presença de células epidérmicas intumescidas ocupadas por fungos micorrízicos. Como resultado, as raízes individuais são estruturas delicadas, com freqüência referidas como "raízes-pêlos"; coletivamente, as raízes-pêlos formam um sistema fibroso denso, concentrado na parte superior do perfil do solo (Pate, 1994). Ao contrário das plantas isoladamente, os fungos são eficazes na absorção de nitrato, amônio e íons fosfato mobilizados por outros decompositores no solo (ver Capítulo 11), mas crucialmente eles são também "saprotróficos". Por isso, eles são capazes de competir diretamente com os outros decompositores na liberação de nitrogênio e fósforo oriundos dos resíduos orgânicos em que a maioria desses elementos está retida nos urzais (Read, 1996). Assim, um mutualismo pode ter sido, mais uma vez, integrado a uma teia maior de interações: o simbionte aumenta sua contribuição ao hospedeiro ao fazer uma investida competitiva preemptiva por recursos inorgânicos escassos, e, por sua vez, sua própria capacidade competitiva é presumivelmente intensificada pelo suporte fisiológico proporcionado por seu hospedeiro.

13.9 Fungos com algas: os liquens

Das cerca de 70 mil espécies de fungos conhecidas, aproximadamente 20% são "liquenizadas" (Palmqvist, 2000). Os liquens são fungos nutricionalmente especializados (o chamado componente "micobionte"), que escaparam do seu modo de vida normal para uma associação mutualista com um "fotobionte". Em cerca de 90% das espécies de liquens, o fotobionte é uma alga, que fornece compostos de carbono ao micobionte por meio da fotossíntese. Em alguns casos, o fotobionte é uma cianobactéria, que pode também fornecer nitrogênio fixado à associação. Nas espécies de liquens "tríplices" (relativamente poucas, em torno de 500), tanto uma alga como uma cianobactéria estão presentes. Os fungos liquenizados pertencem a grupos taxonômicos distintos, e as algas mutualistas representam 27 gêneros diferentes. Presumivelmente, o hábitat dos liquens evoluiu muitas vezes.

Os fotobiontes têm localização extracelular entre as hifas, em uma camada delgada próximo à superfície superior. Juntos, os dois componentes formam um "talo" integrado, mas o fotobionte constitui apenas 3 a 10% do peso do conjunto. A vantagem para o fotobionte nessa associação, se houver, ainda não foi demonstrada claramente. Todas as espécies de algas liquenizadas, por exemplo, podem ter vida livre fora da associação com seu micobionte. É possível que elas sejam "capturadas" e exploradas pelo fungo sem qualquer recompensa. No entanto, algumas das espécies de algas (p. ex., no gênero *Trebouxia*) são raras na forma de vida livre, mas muito comuns em liquens, sugerindo que existe algo especial, do qual elas necessitam, na vida com seu micobionte. Além disso, já que os minerais, incluindo o nitrogênio, são bastante "capturados" do que é depositado diretamente sobre o líquen (com freqüência da água da chuva e do fluxo e gotejamento sobre os ramos das árvores) e considerando que a superfície e a biomassa são predominantemente fúngicas, o micobionte deve contribuir com grande parte desses minerais.

Dessa forma, os pares (e trios) mutualistas em liquens proporcionam admiráveis paralelos com plantas superiores. Existe um paralelo estrutural: em plantas, os cloroplastos fotossintéticos (ver também Seção 13.12) estão similarmente concentrados junto às superfícies voltadas para a luz. Existe também um paralelo funcional. A economia de uma planta depende do carbono produzido amplamente nas folhas e do nitrogênio absorvido principalmente através das raízes. Uma escassez relativa de carbono provoca o crescimento da parte aérea às expensas das raízes, e a escassez de nitrogênio leva ao crescimento das raízes às expensas das partes aéreas. Da mesma maneira, a síntese de células fotobiontes fixadoras de carbono é inibida por uma escassez relativa de nitrogênio no micobionte, mas é estimulada quando o suprimento de carbono é limitante (Palmqvist, 2000).

A liquenização, então, confere ao micobionte e ao fotobionte o papel funcional de plantas superiores, mas assim procedendo ela estende a amplitude ecológica de ambos os parceiros sobre substratos (superfícies rochosas, troncos de árvores) e até regiões (áridas, árticas e alpinas) que são vedadas às plantas superiores. Na verdade, tem sido afirmado que os liquens dominam 8% das comunidades terrestres, tanto em abundância quanto em diversidade de espécies. Entretanto, todos os liquens crescem de forma lenta: os colonizadores de superfícies rochosas raramente se estendem mais rápido do que 1 a 5 mm por ano^{-1}. Contudo, eles são acumuladores muito eficientes dos cátions minerais que caem ou gotejam sobre eles, e isso os torna particularmente sensíveis à contaminação ambiental por metais pesados e fluoreto. Por isso, eles estão entre os mais sensíveis indicadores de poluição ambiental. A "qualidade" de um ambiente em regiões úmidas pode ser julgada de maneira bastante acurada pela presença ou ausência do crescimento de liquens sobre rochas e troncos de árvores.

Um atributo extraordinário na vida do fungo liquenizado é que sua forma de crescimento é em geral profundamente alterada quando a alga está presente. Quando os fungos são cultivados separados das algas, eles crescem lentamente em colônias compactas, bastante relacionadas com fungos de vida livre; mas, na presença de algas simbiontes, eles assumem uma variedade de morfologias (Figura 13.18), que são características de parcerias específicas de algas e fungos. De fato, as algas estimulam respostas morfológicas tão precisas nos fungos que os liquens são classificados como espécies distintas, sendo que uma cianobactéria e uma alga, por exemplo, podem elicitar morfologias completamente diferentes do mesmo fungo.

FIGURA 13.18 Uma diversidade de espécies de liquens sobre um tronco de árvore. Reproduzido com permissão de Vaughan Fleming/ Science Photo Library.

13.10 Fixação de nitrogênio atmosférico em plantas mutualistas

A incapacidade da maioria das plantas e animais para fixar nitrogênio atmosférico é um dos maiores enigmas no processo de evolução, pois este elemento tem um suprimento limitante em muitos hábitats. Entretanto, a capacidade de fixar nitrogênio é ampla, embora irregularmente distribuída, entre as eubactérias ("verdadeiras" bactérias) e as arqueobactérias, e muitas delas têm sido observadas em estáveis mutualismos com grupos de eucariotos sistematicamente bem diferentes. Presume-se que tais simbioses evoluíram em épocas independentes. Elas são de enorme significado ecológico por causa da importância freqüente do nitrogênio (Sprent e Sprent, 1990).

As bactérias fixadoras de nitrogênio encontradas em simbioses (não necessariamente mutualista) são membros dos seguintes táxons.

1. Rizóbios, que fixam nitrogênio nos nódulos de raízes da maioria das leguminosas e apenas uma não-leguminosa, *Parasponia* (Ulmaceae, família dos olmos). Ao menos três gêneros são reconhecidos: *Rhizobium*, *Bradyrhizobium* e *Azorhizobium*, tão distintos que talvez devessem ser classificados em famílias diferentes (Sprent e Sprent, 1990), e entre eles pode haver mais de 10 mil espécies.

2. Actinomicetos do gênero *Frankia*, que fixam nitrogênio nos nódulos (actinorrizas) de várias não-leguminosas, principalmente plantas lenhosas, como o amieiro (*Alnus*) e a murta-do-brejo (*Myrica*).
3. Azotobacteriaceae, que podem fixar nitrogênio de modo aeróbico e são comumente encontrados sobre superfícies de folhas e raízes.
4. Bacillaceae, como *Clostridium* spp., que ocorrem nas fezes de ruminantes, e *Desulfotomaculum* spp., que fixam nitrogênio nos intestinos de mamíferos.
5. Enterobacteriaceae, como *Enterobacter* e *Citrobacter*, que ocorrem regularmente em floras intestinais (p. ex., de cupins) e ocasionalmente em superfícies foliares e em nódulos de raízes.
6. Spirillaceae, como *Spirillum lipiferum*, que é um aeróbio obrigatório encontrado sobre raízes de gramíneas.
7. Cianobactérias da família Nostocaceae, que são encontradas em associação com uma notável gama (embora com poucas espécies) de plantas floríferas e não-floríferas (ver Seção 13.10.3) e que recentemente encontramos como fotobiontes em liquens.

De todas essas simbioses, a associação dos rizóbios com leguminosas é a mais minuciosamente estudada, devido à enorme importância agrícola dos cultivos de espécies dessa família.

13.10.1 Mutualismos de rizóbios e leguminosas

O estabelecimento da ligação entre rizóbios e leguminosas avança mediante uma série de passos recíprocos. As bactérias ocorrem em um estado de vida livre no solo e são estimuladas a se multiplicar pelas exsudações de raízes e de células desprendidas das raízes, à medida que estas crescem. Essas exsudações são também responsáveis pela ativação de um conjunto complexo de genes nos rizóbios (genes *nod*), os quais são controladores do processo que induz a nodulação nas raízes do hospedeiro. Em um caso típico, uma colônia bacteriana se desenvolve sobre um pêlo de raiz, que começa a enroscar-se e é penetrado pelas bactérias. O hospedeiro responde, depositando uma parede que envolve as bactérias, e forma um "filamento de infecção", dentro do qual os rizóbios proliferam de modo extracelular. Esse filamento cresce dentro do córtex da raiz do hospedeiro. As células do hospedeiro se dividem antecipadamente a ele, começando a formar um nódulo. Os rizóbios no filamento de infecção não podem fixar nitrogênio, mas alguns são liberados no interior de células meristemáticas do hospedeiro. Lá, circundados por uma membrana peribacteróide derivada do hospedeiro, eles se diferenciam em "bacteróides" que podem fixar nitrogênio. Em algumas espécies, aquelas com crescimento "indeterminado", como os rizóbios da ervilha (*Pisum sativum*), os bacteróides são incapazes de se reproduzir novamente. Apenas rizóbios indiferenciados são liberados de volta ao solo para se associar com outra raiz, quando a raiz original entra em senescência. Nas espécies com crescimento "determinado", como a soja (*Glycine max*), ocorre o contrário: os bacteróides sobrevivem à senescência da raiz e podem, após, invadir outras raízes (Kiers *et al.*, 2003).

No hospedeiro, se desenvolve um sistema vascular especial, que supre o tecido do nódulo de produtos da fotossíntese e retira os compostos de nitrogênio fixado para outras partes da planta (Figura 13.19). A enzima nitrogenase fixadora de nitrogênio representa até 40% do conteúdo protéico nos nódulos e, para sua atividade, depende de uma tensão de oxigênio muito baixa. Uma camada-limite de células densamente dispostas dentro do nódulo atua como uma barreira à difusão do oxigênio. Dentro dos nódulos, forma-se uma hemoglobina (leghemoglobina), e naqueles ativos a cor se torna rosada. Ela possui uma elevada afinidade pelo oxigênio e permite que as bactérias simbióticas respirem de maneira aeróbica no ambiente virtualmente anaeróbico do nódulo. Na verdade, onde quer que ocorram simbioses fixadoras de nitrogênio, ao menos um dos parceiros tem propriedades estruturais especiais (e geralmente também bioquímicas) que protegem do oxigênio a enzima nitrogenase anaeróbica, e não obstante permitem a ocorrência da respiração aeróbica normal em torno dela.

13.10.2 Custos e benefícios de mutualismos envolvendo rizóbios

Os custos e benefícios do mutualismo precisam ser considerados cuidadosamente. Do ponto de vista da planta, é necessário comparar os custos energéticos de processos alternativos pelos quais os suprimentos de nitrogênio fixado podem ser obtidos. A via para a maioria das plantas é direta a partir do solo, como íons nitrato ou amônio. A via metabólica mais barata consiste no uso de íons amônio, mas na maioria dos solos esses íons são rapidamente convertidos em nitrato por atividade microbiana (nitrificação). O custo energético da redução de nitrato a partir do solo até amônia é de aproximadamente 12 moles de adenosina trifosfato (ATP) por mol de amônia formada. O processo mutualista (incluindo os custos de manutenção dos bacteróides) é, do ponto de vista energético, um pouco mais dispendioso à planta: cerca de 13,5 moles de ATP. Entretanto, aos custos da fixação do nitrogênio devem ser adicionados os custos de formação e manutenção dos nódulos, que podem representar cerca de 12% da saída fotossintética total da planta. São esses custos que tornam a fixação de nitrogênio energeticamente ineficiente. A energia, contudo, pode ser muito mais rapidamente disponível para as plantas verdes do que o nitrogênio. Não é um mau negócio comprar um produto raro e valioso (nitrogênio fixado) com uma moeda barata (energia). Por outro lado, quando uma leguminosa nodulada é suprida de nitratos (isto é, quando o nitrato não é um produto raro), a fixação de nitrogênio declina rapidamente.

Do ponto de vista evolutivo, os benefícios para os rizóbios são mais problemáticos, em especial para aqueles com crescimento indeterminado, nos quais aqueles que se tornaram bacteróides podem fixar nitrogênio, mas não se reproduzir. Portanto, eles não podem beneficiar-se da simbiose, uma vez que o "benefício" deve se expressar, essencialmente, como um aumento da taxa reprodutiva (aptidão). No filamento de infecção, os rizóbios têm capacidade reprodutiva (e, por isso, estão aptos a se beneficiar), mas não podem fixar nitrogênio e, como conseqüência, não estão envolvidos em uma interação mutualista. Todavia, os bacteróides e as células no filamento de infecção são parte da mesma entidade genética, pois os rizóbios são clonais. Portanto, por sustentar a planta e gerar um fluxo de fotossintatos, os bacteróides podem beneficiar as células do filamento de infecção e, conseqüentemente, beneficiar o clone como um todo, da mesma forma que uma asa de ave pode trazer benefício às células que produzem seus ovos – e, portanto, à ave como um todo.

FIGURA 13.19. Desenvolvimento da estrutura nodular da raiz durante o curso de desenvolvimento da infecção de uma raiz de leguminosa por *Rhizobium* (segundo Sprent, 1979).

Um enigma, todavia, é por que os clones individuais não "enganam", uma vez que os rizóbios associados com uma determinada planta são tipicamente uma mistura de clones: isto é, obter benefícios da planta, que obtém benefícios dos rizóbios em geral, sem entrar totalmente no empreendimento dispendioso de fixar nitrogênio. Na verdade, podemos ver que essa questão de *enganar* se aplica a muitos mutualismos, quando reconhecemos que eles são, em essência, casos de exploração mútua. Seria uma vantagem evolutiva em explorar sem ser explorado. Talvez a resposta mais óbvia para a planta (neste caso) seja monitorar o desempenho dos rizóbios e aplicar "sanções", se eles a enganarem. Isso, naturalmente, fornecerá estabilidade evolutiva ao mutualismo, ao evitar enganos do escape da interação, e o mutualismo leguminosa-rizóbio tem evidenciado tal sanção (Kiers *et al.*, 2003). Uma cepa de rizóbio em geral mutualista foi impedida de cooperar (fixação de nitrogênio) por meio do cultivo do seu hospedeiro (soja) em uma atmosfera cujo ar (80% de nitrogênio e 20% de oxigênio) foi substituído por aproximadamente 80% de argônio, 20% de oxigênio e cerca de apenas 0,03% de nitrogênio, reduzindo a taxa de fixação de nitrogênio para mais ou menos 10% dos níveis normais. Desse modo, a cepa de rizóbio foi forçada a enganar. Em experimentos com a planta inteira, com partes da raiz e com nódulos individuais, o sucesso reprodutivo de rizóbios não-cooperantes decresceu em 50% (Figura 13.20). O monitoramento não-invasivo das plantas indicou que houve aplicação de sanções por retenção de oxigênio dos rizóbios. Enganar não compensa.

13.10.3 Mutualismos de fixação de nitrogênio em não-leguminosas

A distribuição de simbiontes fixadores de nitrogênio em plantas superiores não-pertencentes à família das leguminosas é fragmentada. Um gênero de actinomicetos, *Frankia*, forma simbioses (actinorrizas) com membros de ao menos oito famílias de plantas floríferas, quando quase todas são arbustos ou árvores. Os nódulos são geralmente duros e lenhosos. Os hospedeiros melhor conhecidos são o amieiro (*Alnus*), o sanguinheiro (*Hippophaë*), o murta-do-brejo (*Myrica*), a casuarina (*Casuarina*) e os arbustos ártico-alpinos *Arctostaphylos* e *Dryas*. Os indivíduos do gênero *Ceanothus*, que formam populações extensas em chaparral da Califórnia, também desenvolvem nódulos com *Frankia*. Diferentemente dos rizóbios, as espécies de *Frankia* são filamentosas e produzem estruturas especializadas, como vesículas e esporângios que liberam esporos. Enquanto os rizóbios dependem da planta hospedeira para proteger sua nitrogenase do oxigênio, *Frankia* provê sua própria proteção nas paredes das vesículas, que são extremamente espessadas com até 50 monocamadas de lipídeos.

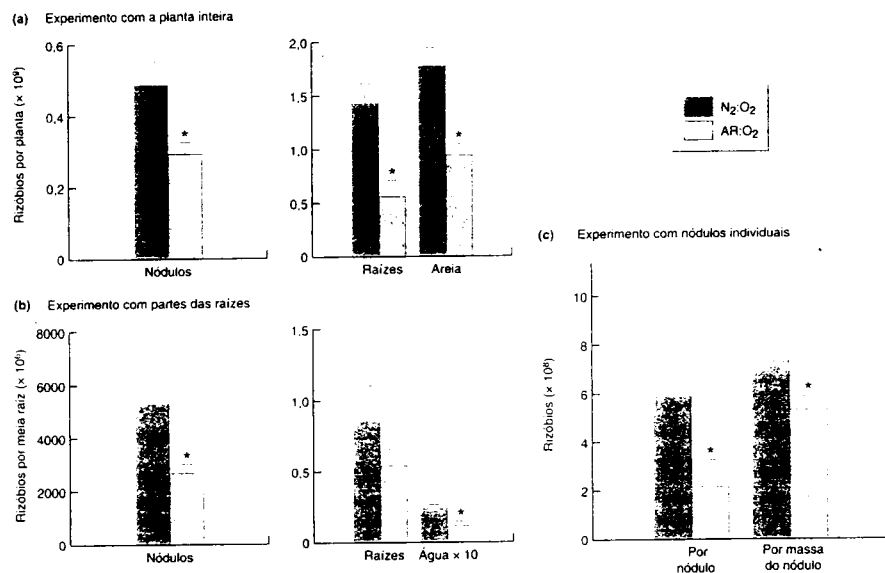



FIGURA 13.20 O número de rizóbios alcançou valores maiores quando foi permitida a fixação de nitrogênio em ar normal ($N_2 : O_2$) do que quando ela foi impedida por manipulação da atmosfera ($Ar : O_2$). Os asteriscos denotam diferenças significativas. (a) Quando os tratamentos foram aplicados à planta inteira, registraram-se valores maiores dentro dos nódulos (esquerda; $P < 0,005$), sobre a superfície das raízes (direita; ambos $P < 0,01$) e na areia circundante ($P < 0,01$). $n = 11$ pares; erros-padrão sobre as barras. (b) Quando os tratamentos diferentes foram aplicados a partes distintas do mesmo sistema de raízes, registraram-se valores maiores dentro dos nódulos (esquerda; $P < 0,001$) e na água circundante (direita; $P < 0,01$), mas não foram significativos sobre a superfície das raízes. $n = 12$ plantas; erros-padrão sobre as barras. (c) Quando os tratamentos diferentes foram aplicados aos nódulos individuais do mesmo sistema de raízes, registraram-se valores maiores por nódulo ($P < 0,05$) e por massa do nódulo ($P < 0,01$). $n = 6$ experimentos; erros-padrão sobre as barras (segundo Keirs *et al.*, 2003).

As cianobactérias formam simbioses com três gêneros de briófitas (*Anthoceros*, *Blasia* e *Clavicularia*), com uma pteridófita (*Azolla*, aquática flutuante), com muitas cicadáceas (p. ex., *Encephalartos*) e com todas as 40 espécies do gênero de *Gunnera*, mas com nenhuma outra planta florífera. Nas briófitas, a cianobactéria *Nostoc* vive em cavidades mucilaginosas, e a planta reage à sua presença, desenvolvendo filamentos finos que maximizam o contato com ela. *Nostoc* é encontrado na base das folhas de *Gunnera*, nas raízes laterais de muitas cicadáceas e em bolsas nas folhas de *Azolla*.

13.10.4 Competição interespecífica

Os mutualismos de rizóbios e leguminosas (outros mutualismos fixadores de nitrogênio) não devem ser considerados como interações isoladas entre bactérias e suas plantas hospedeiras. Na natureza, as leguminosas normalmente formam agrupamentos mistos em associação com outras plantas não-leguminosas. Estas são competidoras potenciais com as leguminosas por nitrogênio fixado (íons nitrato ou amônio no solo). A leguminosa nodulada evita essa competição graças ao acesso a uma fonte única de nitrogênio. É nesse contexto ecológico que os mutualismos fixadores de nitrogênio obtêm sua principal vantagem. No entanto, onde o nitrogênio é abundante, os custos energéticos de fixação deste elemento freqüentemente colocam as plantas em *desvantagem* competitiva.

A Figura 13.21, por exemplo, mostra os resultados de um experimento clássico em que a soja (*Glycine soja*, uma leguminosa) foi cultivada junto com *Paspalum*, uma gramínea. Os cultivos mistos receberam nitrogênio mineral ou foram inoculados com *Rhizobium*, ou receberam ambos. O experimento foi delineado como uma "série de substituição" (ver Seção 8.7.2), que permite comparar o crescimento de populações puras da gramínea e da leguminosa com seu desempenho na presença da outra planta. Nas populações puras de soja, a produção aumentou substancialmente *tanto* por inoculação com *Rhizobium* *como* por aplicação de fertilizante nitrogenado, ou por receber ambos.

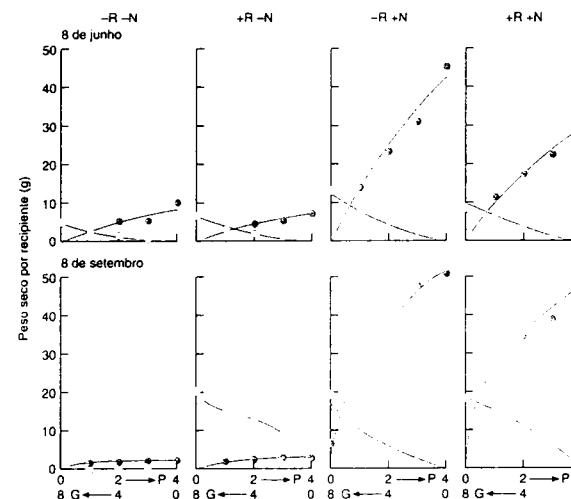



FIGURA 13.21 Crescimento de soja (*Glycine soja*, G,) e uma gramínea (*Paspalum*, P, ●), cultivadas separadas e em cultivos mistos com e sem fertilizante nitrogenado e com e sem inoculação com *Rhizobium* fixador de nitrogênio. As plantas foram cultivadas em recipientes contendo 0 a 4 indivíduos da gramínea e 0 a 8 indivíduos de *Glycine*. A escala horizontal em cada gráfico mostra a massa de indivíduos das duas espécies em cada recipiente. −R-N = sem *Rhizobium* e sem fertilizante; +R-N = com *Rhizobium* e sem fertilizante; −R+N = sem *Rhizobium* e com fertilizante; +R+N = com *Rhizobium* e com fertilizante (segundo Wit *et al.*, 1966).

As leguminosas podem usar uma fonte de nitrogênio como substituta da outra. As gramíneas, entretanto, respondem apenas ao fertilizante. Por isso, quando as espécies competiram na presença de *Rhizobium* sozinho, a leguminosa contribuiu muito mais para a produção total do que a gramínea: em uma sucessão de gerações, a leguminosa teria suplantado a gramínea. No entanto, quando elas competiram em solos suplementados com fertilizante nitrogenado, na presença ou não de *Rhizobium*, foi a gramínea que teve a contribuição principal: a longo prazo, ela teria suplantado a leguminosa.

Fica bem claro então que, em ambientes com deficiência de nitrogênio, as leguminosas noduladas têm uma grande vantagem sobre outras espécies. Porém, sua atividade eleva o nível de nitrogênio fixado no ambiente. Após a morte, as leguminosas aumentaram o nível de nitrogênio do solo em uma escala bem-localizada, com um atraso de 6 a 12 meses à medida que se decompuseram. Assim, sua vantagem é perdida – elas melhoraram o ambiente dos seus competidores, e o crescimento de gramíneas associadas será favorecido nesses locais. Portanto, os organismos com capacidade de fixar nitrogênio atmosférico podem ser considerados suicidas locais. Essa é uma razão pela qual é muito difícil estabelecer repetidamente cultivos puros de leguminosas em práticas agrícolas, sem que as ervas indesejáveis invadam o ambiente enriquecido com nitrogênio. Isso pode também explicar por que leguminosas herbáceas e arbóreas em geral não conseguem formar vegetações dominantes na natureza.

Os animais pastadores, por outro lado, removem continuamente a massa verde das gramíneas, e o *status* de nitrogênio nesses locais pode diminuir novamente a um nível em que a leguminosa volta a ter vantagem competitiva. No caso de uma leguminosa estolonífera, como o trevo branco, a planta "migra" continuamente através do campo, deixando atrás de si fragmentos dominados por gramíneas, enquanto coloniza e enriquece com nitrogênio novos locais cujo nível desse elemento tornou-se baixo. A leguminosa simbionte impulsiona não só a economia do nitrogênio nessas comunidades, mas também alguns dos ciclos que ocorrem dentro do seu mosaico de espécies (Cain *et al.*, 1995).

13.10.5 Plantas fixadoras de nitrogênio e sucessão

Uma sucessão ecológica (tratada mais detalhadamente no Capítulo 17) é a substituição direcional de espécies por outras em um determinado local. A escassez de nitrogênio fixado comumente impede os primeiros estágios da colonização do solo por parte de vegetação: os estágios iniciais de uma sucessão sobre o solo descoberto. Uma parte do nitrogênio fixado pode ter chegado na chuva após as tormentas, e outra parte pode ser transportada de outras áreas já estabelecidas, mas os organismos fixadores de nitrogênio, como bactérias, cianobactérias e liquens, são importantes colonizadores pioneiros. As plantas superiores com simbiontes fixadores de nitrogênio, entretanto, raramente são pioneiras. A razão parece ser que o solo descoberto em geral é colonizado primeiro por plantas com sementes leves, facilmente dispersáveis. Uma plântula de

leguminosa, todavia, depende do nitrogênio fixado em suas reservas na semente e no solo, antes que possa alcançar um estágio em que seja capaz de nodular e fixar nitrogênio por si mesma. Por isso, é provável que apenas as leguminosas com sementes grandes armazenem uma quantidade suficiente de nitrogênio fixado para permitir o estabelecimento até tal estágio, e as espécies com tais sementes (grandes) não terão a dispersibilidade necessária para serem pioneiras (Grubb, 1986; ver também Sprent e Sprent, 1990).

Por fim, observe que, pelo fato de a fixação simbiótica de nitrogênio ter uma grande demanda de energia, não é surpreendente que muitas das espécies de plantas superiores que abrigam mutualistas fixadores de nitrogênio sejam intolerantes à sombra, que é característica dos estágios tardios de sucessões. As plantas superiores com mutualistas fixadores de nitrogênio são raras no início de uma sucessão e dificilmente persistem até o final.

13.11 Modelos de mutualismo

Muitos dos capítulos anteriores que abordam interações incluíram uma seção sobre modelos matemáticos. Esta é talvez uma boa oportunidade para lembrar por que isso aconteceu: porque os modelos, ao separarem a essência do detalhe, foram capazes de proporcionar discernimentos que não seriam aparentes a partir de uma lista de exemplos reais. Para o sucesso de uma modelagem, portanto, é imperativo que a "essência" seja corretamente identificada. O que é a essência de um mutualismo? Pode-se imaginá-la como cada parceiro tendo uma influência positiva na adequação do outro parceiro. À primeira vista, portanto, poderíamos imaginar que um modelo apropriado para uma interação mutualista simplesmente substituiria contribuições negativas em modelos de competição de duas espécies (ver Capítulo 8) por contribuições positivas. Entretanto, tal modelo levaria a soluções absurdas em que ambas as populações atingiriam tamanhos ilimitados explosivos (May, 1981), pois ele não impõe limites à capacidade de suporte de nenhuma das espécies, que, portanto, aumentariam indefinidamente. Na prática, a competição intra-específica por recursos limitantes deve conseqüentemente determinar uma capacidade de suporte máxima para toda população mutualista, mesmo se a população do parceiro mutualista estiver em excesso (Dean, 1983). Assim, uma planta cujo crescimento é limitado pela escassez de nitrogênio fixado pode aumentar seu crescimento por meio de mutualismo com um parceiro fixador de nitrogênio, mas seu crescimento mais rápido logo deve ser refreado pela escassez de algum outro recurso limitante (p. ex., água, fosfato, energia radiante).

Isso nos leva de volta a pontos tratados no início do capítulo: que a essência do mutualismo é mais sutil do que o "benefício mútuo". Certamente, em vez de considerar cada parceiro como um benefício para o outro, sem qualificação, é melhor pensar que cada parceiro explora o outro, com benefícios a serem obtidos e também custos a serem pagos. E reconhecer também que o equilíbrio de benefícios e custos pode ser alterado – com mudanças das condições, mudanças dos níveis de recursos, abundância de um dos parceiros e a presença ou abundância de outras espécies. Portanto, mesmo os modelos mais simples não deveriam ter termos significando uma "contribuição positiva", mas termos que pudessem ser positivos ou negativos de acordo com o estado de alguma outra parte da comunidade-modelo: de modo algum comparados aos modelos descritos, e úteis, dos capítulos anteriores.

Em certo sentido, portanto, recorrer a modelos prova ser de grande ajuda neste ponto. Os modelos de predador-presa e pares de competidores isolados captam a essência das interações de predador-presa e competitivas. O fato de que os modelos de pares isolados de "mutualistas" não podem proceder assim reenfatiza que o mutualismo é, em termos de dinâmica de populações, *essencialmente* uma interação que deveria ser vista apenas dentro de um contexto mais amplo de uma comunidade maior. Neste capítulo, vimos isso, por exemplo, em formigas e afídeos na presença e ausência de predadores de afídeos, em táxons de *Symbiodinium* coexistindo em coral e no mutualismo leguminosa-*Rhizobium*, que traz sua grande vantagem para a leguminosa, quando ela se encontra em competição com algumas outras plantas (p. ex., uma gramínea) por nitrogênio limitado no solo.

Esse ponto foi capturado em um modelo matemático, em que um mutualismo envolvendo duas espécies – abelha e planta (Figura 13.22a) – foi inserido em uma comunidade que também continha uma outra espécie de planta e uma espécie de ave predadora de abelhas (Figura 13.22b) (Ringel *et al.*, 1996). As abelhas podem retirar néctar e pólen das plantas, mas não conseguem polinizá-las (predador-presa) ou podem polinizá-las com sucesso (mutualista). O modelo do par mutualista simples (Figura 13.22a) foi, como descrito, intrinsecamente instável. O par pode persistir somente se a força da competição intra-específica exceder à do mutualismo: quanto mais mutualista a interação, mais instável ela é. Tomando um valor da face, tais resultados parecem sugerir que os mutualismos serão raros (embora tenhamos visto que não), uma vez que as condições para sua existência são restritas.

Um quadro completamente diferente se manifesta, entretanto, quando o par está inserido na assembléia maior (Figura 13.22b). Usando uma variedade de medidas, uma das quais é ilustrada e explicada na Figura 13.22c, tornou-se aparente que os mutualismos tenderam a aumentar as chances da persistência da assembléia. Claramente, não há um paradoxo necessário entre a ocorrência ampla de interações mutualistas na natureza e seus efeitos no modelo de assembléias de espécies. Contudo, fica evidente também que os modelos de assembléia são inevitavelmente simples (p. ex., apenas cinco espécies), mas os efeitos de interações mutualistas na natureza podem ser facilmente julgados de maneira incorreta, se eles foram *demasiado* simples (isto é, o par mutualista isolado).

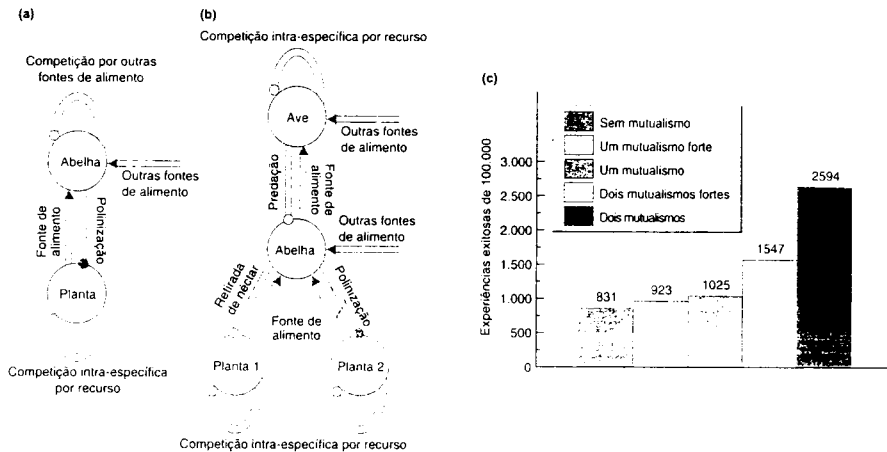



FIGURA 13.22 (a) Modelo de mutualismo envolvendo duas espécies, abelha e planta. Ambas as espécies são também sujeitas à competição intra-específica. As setas cheias indicam uma interação positiva, seja uma interação recurso → consumidor (extremidade pontiaguda) ou uma interação de polinização (extremidade circular); as setas vazias indicam interações negativas, seja uma competição consumidor → recurso ou uma competição intra-específica. (b) Abelha e planta inseridas em uma comunidade com outra planta e uma ave predadora das abelhas. As plantas sofrem competição intra-específica, mas não competem uma com a outra. As aves sofrem competição intra-específica, mas as abelhas, não. As abelhas retiram pólen e néctar de ambas as espécies vegetais e não conseguem polinizá-las (predador-presa) ou polinizam-nas com sucesso (mutualismo). Na figura, a interação com a planta 1 é do tipo predador-presa, e com a planta 2 é do tipo mutualista, mas foram examinados casos em que nenhuma, uma ou ambas eram mutualistas. (c) Comparação de persistência nas assembléias possíveis em (b). A persistência de uma assembléia é a manutenção de todas as espécies em densidades populacionais positivas. As barras indicam o número que persistiu, quando as dinâmicas de cada assembléia foram simuladas 10.000 vezes, sendo as forças de cada interação dadas por valores gerados ao acaso dentro de limites definidos. Em um "mutualismo forte", a força de interação pode ser até duas vezes aquela em um "mutualismo". Os mutualismos aumentaram muito as chances de persistência; teste t de persistência *versus* ausência de mutualismo: um mutualismo ($t = 4{,}52$, $P < 0{,}001$), um mutualismo forte ($t = 2{,}21$, $P < 0{,}05$), dois mutualismos ($t = 30{,}46$, $P < 0{,}001$), dois mutualismos fortes ($t = 14{,}78$, $P < 0{,}001$) (segundo Ringel *et al.*, 1996)

13.12 Evolução de estruturas subcelulares a partir de simbiose

Vimos, neste capítulo, que existe uma notável variedade nos tipos de associações que podem ser consideradas simbióticas – muitas das quais se revelam claramente mutualistas. Elas se estendem de padrões de comportamento que ligam dois organismos muito diferentes – que passam partes de suas vidas separados entre si – por comunidades microbianas do intestino de vertebrados (estritamente externas dos tecidos corporais) até as ectomicorrizas intercelulares e liquens, os dinoflagelados intracelulares de corais e os micetócitos bacterianos de insetos. Finalizamos este capítulo pelo exame de como uma interação ecológica – mutualismo – pode fazer parte da essência de padrões biológicos que operam em escalas temporais evolutivas mais longas.

Atualmente, é bastante aceito que a origem dos vários tipos de eucariotos a partir de ancestrais mais primitivos progrediu, ao menos em parte, através da fusão entremeada de parceiros em uma simbiose. Essa idéia foi defendida especialmente por Margulis (1975, 1996) na "teoria da endossimbiose sucessiva" (Figura 13.23a). O objetivo é compreender as relações entre os três "domínios" do organismo vivo: as arqueobactérias (muitas das quais são agora "extremófilas", vivendo em temperaturas altas, pHs baixos, etc.), as "verdadeiras" bactérias (Eubactérias) e os eucariotos (Katz, 1998). Foi sugerido que o primeiro passo (que provavelmente ocorreu há cerca de 2 bilhões de anos) foi a fusão de células arqueobacterianas e bacterianas (espiroquetas) em uma simbiose anaeróbica. As primeiras contribuíram com seu nucleocitoplasma, e as últimas, com sua mobilidade natatória, explicando, assim, a natureza quimérica – a mistura de características arqueobacterianas e bacterianas – das proteínas e do material genético dos eucariotos mais primitivos. Posteriormente, algumas dessas quimeras incorporaram bactérias aeróbicas precursoras das mitocôndrias, até tornarem-se eucariotos aeróbicos, a partir dos quais todos os outros eucariotos evoluíram. Alguns destes últimos adquiriram cianobactérias fototróficas precursoras dos cloroplastos, proporcionando o tronco a partir do qual as algas e as plantas superiores evoluíram.

De fato, a teoria da endossimbiose sucessiva é meramente uma das várias tentativas de unir os três domínios e recriar

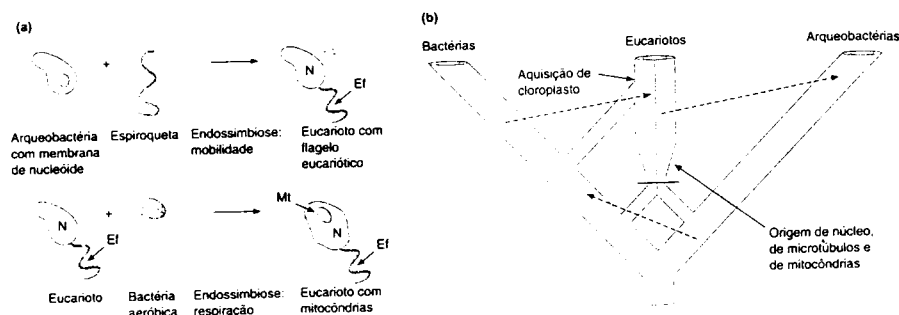



FIGURA 13.23 (a) Os primeiros dois passos na teoria da endossimbiose sucessiva, para a origem da célula eucariótica. Fe = flagelo do eucarioto; Mt = mitocôndria; N = núcleo. (b) Modelo para a origem de eucariotos, indicando a simbiose entre linhagens arqueobacterianas e bacterianas, e a possível origem simultânea de núcleos, de microtúbulos e de mitocôndrias em eucariotos. As linhas mais grossas representam os limites das linhagens; as linhas mais finas são genealogias de genes; as setas tracejadas indicam possíveis transferências laterais de genes individuais (segundo Katz, 1998).

as origens dos eucariotos (Katz, 1998). A hipótese, por exemplo, de que os eucariotos mais primitivos perderam as mitocôndrias, em vez de nunca terem possuído tais organelas, levanta uma questão sobre toda a natureza seqüencial das origens dos eucariotos. É possível também que a "transferência lateral" de genes individuais (de uma linhagem evolutiva para outra) tenha sido mais difundida no tempo evolutivo do que se imaginava, de modo que a árvore da vida é de fato muito mais do que o emaranhado de uma teia (Figura 13.23b). Não há dúvida, à medida que novas evidências se acumulam, de que essas teorias competidoras evoluirão por meio de avanços e transferência lateral de idéias. O que elas compartilham, entretanto, é a idéia de que as simbioses mutualistas, além da sua importância ecológica, se situam na essência de alguns dos passos mais fundamentais da evolução.

Iniciamos fazendo a distinção entre mutualismo, simbiose e comensalismo, enfatizando que mutualismo é melhor visto como exploração recíproca, não uma parceria agradável.

Os mutualismos são examinados em uma progressão: a partir daqueles em que a associação é comportamental, passando por simbioses íntimas em que um parceiro fica entre as células do outro e penetra nelas, até aqueles cujas organelas estabelecem tão íntimas simbioses dentro das células dos seus hospedeiros que não podem ser considerados organismos distintos.

O peixe "limpador" alimenta-se de ectoparasitos, bactérias e tecido necrótico da superfície corporal do peixe "cliente". Os limpadores obtêm uma fonte de alimento, e os clientes são protegidos de infecção. Muitas espécies de formigas protegem as plantas de predadores e competidores. Enquanto isso, elas próprias se alimentam de partes especializadas das plantas, embora sejam necessários experimentos minuciosos para demonstrar que as plantas se beneficiam.

Muitas espécies, incluindo o homem, cultivam plantas ou criam animais para sua alimentação. As formigas criam muitas espécies de afídeos em troca de secreções ricas em açúcar, embora experimentos demonstrem que pode haver custos e benefícios para os afídeos. Muitas formigas e besouros cultivam fungos que lhes proporcionam acesso a material vegetal indigerível, e em alguns casos é estabelecido um mutualismo de três vias, com actinomicetos que protegem os fungos de patógenos.

Diversas espécies vegetais utilizam animais para dispersar suas sementes e grãos de pólen. Enfatizamos a importância dos insetos polinizadores e as pressões coevolutivas que geram um espectro desde generalistas até ultra-especialistas. Discutimos também polinizações em locais de criação, de figueiras e yuccas, por vespas (para figueira) e mariposas (para yucca), que criam suas larvas nos frutos da planta polinizada.

Muitos animais sustentam uma microbiota mutualista dentro de seus intestinos, especialmente importante na digestão de celulose. Descrevemos a gama de sítios ativos e a comunidade complexa de mutualistas, dentro dos intestinos de uma diversidade de vertebrados e de cupins, enfocando especialmente os ruminantes e destacando a importância em muitos casos de refecação. Descrevemos, também, simbioses de micetócitos de insetos, em especial aquelas entre afídeos e espécies de *Buchnera*, por meio das quais microrganismos, na maioria bactérias, que vivem em células especializadas trazem benefícios nutricionais aos seus hospedeiros insetos.

Muitos dos invertebrados aquáticos estabelecem associações mutualistas com algas fotossintéticas, as mais importantes das quais talvez sejam os corais construtores de recifes. Destacamos o "descoramento de corais" – o branqueamento

de corais como resultado da perda dos endossimbiontes – e sua possível relação com o aquecimento global, assim como enfatizamos a natureza multiespecífica desses e de muitos outros mutualismos.

Uma ampla variedade de associações simbióticas é formada entre plantas superiores e fungos. Concentramos a atenção nas micorrizas – mutualismos íntimos entre fungos e tecidos de raízes – encontradas em muitas plantas. Descrevemos as ectomicorrizas, as micorrizas arbusculares e as micorrizas ericóides, observando a gama de benefícios que elas podem trazer.

A biologia de liquens foi descrita, discutindo as associações íntimas entre fungos micobiontes e fitobiontes, na maioria, algas. São enfatizados os paralelos com plantas superiores. Os mutualismos entre plantas e bactérias fixadoras de nitrogênio são de enorme importância. Abordamos a gama dessas bactérias, mas destacamos os mutualismos de rizóbios e leguminosas, descrevendo os passos envolvidos no estabelecimento da ligação, os custos e benefícios de ambas as partes e o papel do mutualismo na determinação da conseqüência da competição entre leguminosas e outras plantas. Isso levou a uma discussão sobre a parte desempenhada por plantas fixadoras de nitrogênio em sucessões ecológicas.

Examinamos brevemente alguns modelos matemáticos de mutualismos, que reenfatizam a importância de encarar as duas espécies em foco em um contexto mais amplo.

Por fim, discutimos a possibilidade de que a origem dos vários tipos de eucariotos, a partir de ancestrais mais primitivos, tenha progredido ao menos em parte por meio de uma fusão entremada de parceiros em simbioses mutualistas.

Capítulo 14
Abundância

14.1 Introdução

Por que algumas espécies são raras e outras comuns? Por que uma espécie ocorre com densidades populacionais baixas em alguns locais e com densidades altas em outros? Que fatores causam flutuações na abundância de uma espécie? Essas são questões fundamentais. Para oferecer respostas completas, mesmo para uma única espécie em um único local, precisamos conhecer, idealmente, as condições físicas e químicas, o nível de recursos disponíveis, o ciclo de vida do organismo e a influência de competidores, de predadores, de parasitos, etc. Além disso, necessitamos entender como todos esses aspectos influenciam a abundância por meio dos seus efeitos sobre as taxas de natalidade, de mortalidade e de movimento. Em capítulos anteriores, examinamos cada um desses tópicos separadamente. Neste capítulo, faremos uma análise conjunta, para tentar descobrir que fatores são realmente importantes em exemplos concretos.

Em geral, a matéria-prima para o estudo de abundância é alguma estimativa do tamanho populacional. Em sua forma mais simples, ela consiste apenas em uma contagem, mas pode ocultar três informações vitais. Como exemplo, imagine três populações humanas contendo o mesmo número de indivíduos. Uma dessas populações está em uma área residencial para pessoas idosas, a segunda é uma população de crianças pequenas e a terceira é uma população com mistura de idades e de sexos. Nenhuma tentativa de correlação com fatores externos às populações revelaria que a primeira estava condenada à extinção (a menos que fosse mantida por imigração), que a segunda cresceria rapidamente, mas só após um certo tempo, e que a terceira continuaria a crescer de modo constante. Os estudos mais detalhados, portanto, envolvem o reconhecimento de indivíduos de diferentes idades, sexos, tamanhos e dominâncias, além da distinção de variantes genéticas.

Com freqüência, temos de tratar com estimativas de abundância deficientes. Em primeiro lugar, os dados podem ser ilusórios, a menos que a amostragem seja apropriada no tempo e no espaço, e a adequação de ambos em geral exige um grande investimento de tempo e de dinheiro. O tempo de vida dos pesquisadores, a pressa em produzir um trabalho publicável e o pequeno financiamento da maioria dos programas de pesquisa desestimulam os especialistas a iniciar estudos por períodos longos de tempo. Além disso, à medida que cresce o conhecimento sobre populações, também cresce e se modifica o número de atributos de interesse; em todo o estudo, os dados correm o risco de se tornar obsoletos tão logo o trabalho inicia. Em geral – em especial tecnicamente – é uma tarefa formidável acompanhar os indivíduos de uma população durante suas vidas. Muitas vezes, um estágio crucial do ciclo de vida fica fora da visão do pesquisador – os filhotes de coelho dentro de suas tocas ou as sementes no solo, por exemplo. É possível marcar as aves com anéis numerados, acompanhar o deslocamento de carnívoros com transmissores de rádio ou as sementes com isótopos radioativos, mas as espécies e o número de indivíduos que podem ser estudados dessa maneira são bastante limitados.

Uma grande parte da teoria de populações depende de relativamente poucas exceções, cujas dificuldades logísticas foram superadas (Taylor, 1987). De fato, a maioria dos estudos de abundância, realmente de longo prazo ou geograficamente extensos, tem sido feita com organismos de importância econômica, como animais apreciados por suas peles, aves de caça, pragas ou animais cujas penas e pelagens despertam o interesse de naturalistas amadores. Portanto, sempre que surgem generalizações, é necessário tratá-las com cautela.

14.1.1 Correlação, causalidade e experimentação

Os dados de abundância podem ser utilizados para estabelecer correlações com fatores externos (p. ex., climáticos) ou correlações entre características dos próprios dados de abundância (p. ex., correlação entre os dados de primavera e os de outono). As correlações podem ser usadas para fazer previsões. Por exemplo,

as intensidades altas da doença "podridão tardia", na folhagem superior das lavouras de batata, ocorrem em geral 15 a 22 dias após um período em que a temperatura mínima não é inferior a 10°C e a umidade relativa é superior a 75%, por dois dias consecutivos. Essa correlação pode alertar o agricultor para a necessidade de empregar uma fumigação protetora.

As correlações podem ser usadas também para sugerir relações causais, embora não as provem. Por exemplo, pode ser demonstrada uma correlação entre o tamanho de uma população e sua taxa de crescimento. A correlação pode insinuar que o tamanho da população é que causa uma mudança na taxa de crescimento, mas, em última análise, a "causa" requer um mecanismo. Pode acontecer que, quando a população é elevada, muitos indivíduos morram por inanição ou não consigam se reproduzir ou se tornem agressivos e expulsem os membros mais fracos.

Conforme já destacamos, muitos dos estudos que discutimos neste e em outros capítulos estão relacionados com a detecção de processos "dependentes da densidade", como se a densidade por si só fosse a causa das mudanças nas taxas de natalidade e mortalidade em uma população. Porém, isso raramente (ou nunca) acontecerá: os organismos não detectam e respondem à densidade de suas populações. Eles respondem em geral à escassez de recursos causada pelos vizinhos ou por agressão. Não somos capazes de identificar *quais* indivíduos são responsáveis pelo dano causado a outros, mas precisamos lembrar-nos continuamente de que a "densidade" é muitas vezes uma abstração que esconde o mundo tal como os organismos reais o vivenciam.

A observação direta do que está acontecendo aos indivíduos pode sugerir ainda mais fortemente o que causa uma mudança na abundância global. A incorporação de observações dos indivíduos aos modelos matemáticos de populações e a descoberta de que a população-modelo se comporta como a população real podem também proporcionar uma sustentação consistente para uma determinada hipótese. Contudo, o teste decisivo surge quando há possibilidade de realizar experimentos de campo ou manipulação. Se suspeitarmos que predadores ou competidores determinam o tamanho de uma população, podemos indagar o que acontece se os removermos. Se suspeitarmos que um recurso limita o tamanho de uma população, podemos adicioná-lo ao ambiente. Além de indicar a adequação de nossas hipóteses, os resultados de tais experimentos podem mostrar que temos o poder de determinar o tamanho de uma população: ao reduzir a densidade de uma praga ou de uma planta indesejável ou ao aumentar a densidade de uma espécie ameaçada. A ecologia se torna uma ciência da previsão quando pode prognosticar e torna-se uma ciência de manejo quando pode determinar o futuro.

14.2 Flutuação ou estabilidade?

Talvez as observações diretas de abundância que cobrem o maior período de tempo sejam aquelas dos andorinhões (*Micropus apus*) na aldeia de Selborne, no sul da Inglaterra (Lawton e May, 1984). Em um dos primeiros trabalhos sobre ecologia, Gilbert White, que vivia na aldeia, escreveu sobre os andorinhões, em 1778:

> Eu confirmo a opinião de que todos os anos, invariavelmente, temos o mesmo número de pares; pelo menos, o resultado da minha pesquisa tem sido igual durante muito tempo. O número que eu encontro constantemente são oito pares, sendo que cerca da metade reside na igreja e o restante em telhados de cabanas situadas mais abaixo. Pois bem, se esses pares – descontando os acidentes – reproduzem a cada ano mais oito pares, o que acontece anualmente com este aumento?

Lawton e May visitaram a aldeia em 1983 e encontraram mudanças importantes nesses 200 anos, desde que White a descreveu. É improvável que os andorinhões tenham nidificado na torre da igreja nos últimos 50 anos, e as cabanas com tetos de palha desapareceram ou os tetos foram cobertos com metal. Apesar disso, foram encontrados na aldeia 12 pares de andorinhões se reproduzindo regularmente. Em vista das muitas mudanças ocorridas nesses dois séculos, esse número é notavelmente próximo ao encontrado por White.

Outro exemplo de uma população que mostra uma mudança relativamente pequena no número de adultos de ano para ano é observado em um estudo de oito anos realizado na Polônia com *Androsace septentrionalis*, uma espécie vegetal anual de dunas (Figura 14.1a). A cada ano, houve um grande fluxo dentro da população: apareceram entre 150 e mil novas plântulas por m^2, mas a mortalidade reduziu a população entre 30 e 70%. No entanto, a população pareceu manter-se dentro de certos limites. Ao menos 50 plantas sobreviveram até frutificar e produzir sementes para estação seguinte.

O estudo a longo prazo das garças que nidificam nas Ilhas Britânicas, registrado na Figura 10.23c, revela uma imagem de uma população de aves que permaneceu constante durante períodos longos. Porém, nesse caso, por terem sido feitas estimativas repetidas, fica evidente que houve estações com condições climáticas adversas, quando a população declinou abruptamente. Os camundongos, na Figura 14.1b, ao contrário, tiveram períodos extensos de abundância relativamente baixa, interrompidos por irrupções esporádicas e dramáticas.

14.2.1 Determinação e regulação da abundância

Ao examinar esses estudos e muitos outros semelhantes a eles, alguns pesquisadores enfatizaram a aparente constância de tamanhos populacionais, e outros ressaltaram as flutuações. Os defensores da constância argumentaram que é necessário observar as forças estabilizadoras dentro das populações, para explicar por que elas não aumentam ilimitadamente ou declinam até a extinção. Os defensores das flutuações destacaram os fatores externos, como os climáti-

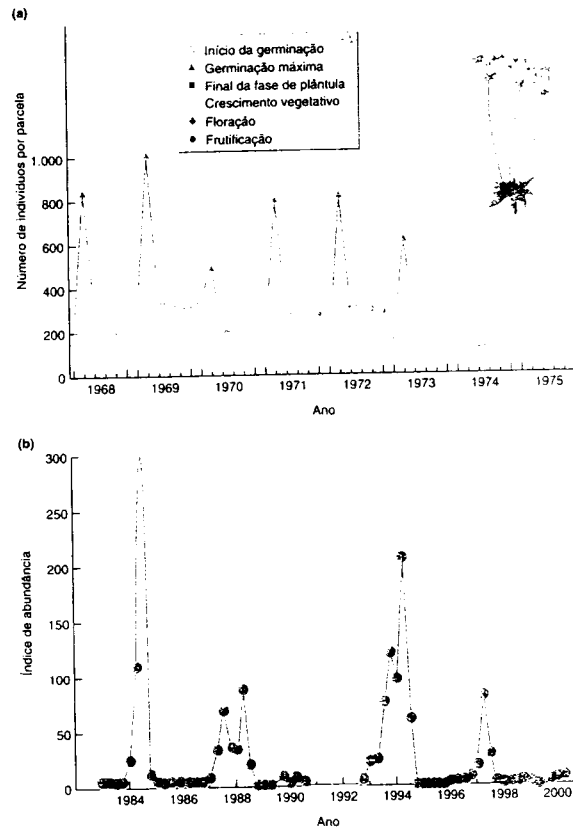



FIGURA 14.1 (a) Dinâmica de uma população de *Androsace septentrionalis* durante um estudo de oito anos (segundo Symonides, 1979; em Silvertown, 1982, encontra-se uma análise mais detalhada desses dados). (b) Irrupções irregulares na abundância do camundongo doméstico (*Mus domesticus*) em um hábitat agrícola de Victoria, Austrália, onde essa espécie se torna uma praga, quando irrompe. O "índice de abundância" é o número de capturas por 100 armadilhas. No outono de 1984, o índice foi superior a 300 (segundo Singleton *et al.*, 2001).

cos, por exemplo, para explicar as mudanças. As divergências entre os dois campos dominaram boa parte da ecologia no século XX. Ao examinar alguns desses argumentos, será fácil apreciar os detalhes do consenso moderno (ver também Turchin, 2003).

Em primeiro lugar, no entanto, é importante entender claramente a diferença entre questões sobre as maneiras pelas quais a abundância é *determinada* e como ela é *regulada*. Regulação é a tendência de uma população em diminuir de tamanho, quando ela está acima de um determinado nível, e de aumentar, quando se encontra abaixo desse nível. Em outras palavras, a regulação de uma população pode ocorrer, por definição, somente como resultado de um ou mais processos dependentes da densidade que atuam sobre as taxas de natalidade e/ou mortalidade e/ou movimento. Diferentes processos potencialmente dependentes da densidade foram discutidos em capítulos anteriores sobre competição, movimento, predação e parasitismo. Portanto, devemos observar a regulação para entender como uma população tende a permanecer dentro de limites superiores e inferiores definidos.

Por outro lado, a abundância exata de indivíduos será determinada pelos efeitos combinados de todos os processos que afetam uma população, sejam eles dependentes ou independentes da densidade. Isso é mostrado diagramaticamente e de maneira muito simplificada na Figura 14.2. Neste caso, a taxa de natalidade é dependente da densidade, e a taxa de mortalidade é independente da densidade,

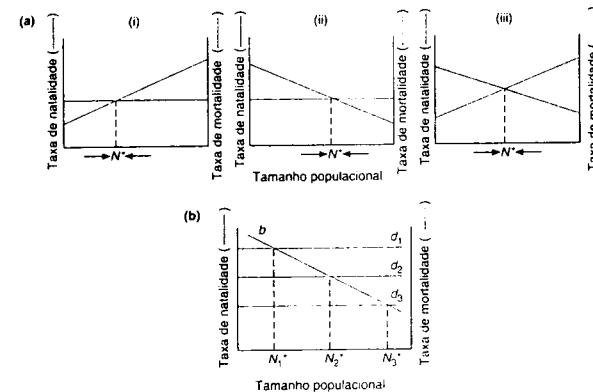



FIGURA 14.2 (a) Regulação potencial com: (i) natalidade independente da densidade e mortalidade dependente da densidade; (ii) natalidade dependente da densidade e mortalidade independente da densidade; e (iii) natalidade e mortalidade dependentes da densidade. O tamanho da população aumenta quando a taxa de natalidade supera a taxa de mortalidade, e decresce quando a taxa de mortalidade supera a taxa de natalidade. Portanto, N^* é um tamanho populacional em equilíbrio estável. O valor real do tamanho populacional em equilíbrio é entendido como dependente da magnitude da taxa independente da densidade e da magnitude e inclinação de qualquer processo dependente da densidade. (b) Regulação da população com natalidade dependente da densidade, *b*, e mortalidade independente da densidade, *d*. As taxas de mortalidade são determinadas por condições físicas, que diferem em três locais (taxas de mortalidade d_1, d_2 e d_3). Em conseqüência, o tamanho populacional em equilíbrio varia (N_1^*, N_2^*, N_3^*).

mas depende de condições físicas que diferem em três locais. Existem três populações em equilíbrio (N_1, N_2, N_3), que correspondem a três taxas de mortalidade, que, por sua vez, correspondem às condições físicas nos três ambientes. As variações na mortalidade independente da densidade (como na Figura 14.2) foram as principais responsáveis, por exemplo, pelas diferenças na abundância da gramínea anual *Vulpia fasciculata*, em partes diferentes de um ambiente de dunas em North Wales, Reino Unido. A reprodução foi dependente da densidade e reguladora, mas variou pouco de local para local. As condições físicas apresentaram fortes efeitos dependentes da densidade sobre a mortalidade (Watkinson e Harper, 1978). Portanto, devemos observar a determinação da abundância, para entender como uma certa população exibe uma certa abundância e não outra em um determinado tempo.

14.2.2 Teorias de abundância

O ponto de vista da "estabilidade" tem suas origens em A. J. Nicholson, um pesquisador australiano dedicado à ecologia animal, teórica e laboratorial (p. ex., Nicholson, 1954).

Segundo ele, as interações bióticas dependentes da densidade, desempenham o papel principal na determinação do tamanho populacional, sustentando populações em um estado de equilíbrio em seus ambientes. Naturalmente, Nicholson reconheceu que "fatores livres da influência da densidade podem produzir efeitos profundos sobre ela" (ver Figura 14.2), mas ele considerou que a dependência da densidade "é meramente afrouxada de tempo em tempo e depois retomada, permanecendo a influência que ajusta densidades populacionais em relação ao favorecimento ambiental".

O outro ponto de vista teve como precursores os ecólogos australianos Andrewartha e Birch (1954), cuja pesquisa estava relacionada principalmente ao controle de insetos-praga na natureza. Portanto, é provável que suas opiniões tenham sido condicionadas pela necessidade de prever a abundância e, especialmente, o ritmo e a intensidade de surtos de pragas. Eles acreditavam que o fator limitante mais importante para o número de organismos em populações naturais era a falta de tempo, quando a taxa de aumento da população era positiva. Em outras palavras, as populações podem passar por uma seqüência repetida de retrocessos e recuperações – uma visão que certamente pode ser aplicada a muitos insetos-praga que são sensíveis a condições ambientais desfavoráveis, mas são capazes de recuperar-se rapidamente. Eles rejeitaram também qualquer subdivisão do ambiente em "fatores" dependentes e independentes da densidade, como fora proposto por Nicholson. Em vez disso, eles preferiram ver as populações situadas no centro de uma teia ecológica, cuja essência eram os efeitos de interações de fatores e processos diversos sobre elas.

Analisando retrospectivamente, parece claro que a primeira corrente de opinião estava preocupada com o que regula o tamanho populacional, e a segunda, com o que determina o tamanho populacional – ambas constituem interesses perfeitamente válidos. É possível que a divergência tenha surgido devido a alguma sensação, na primeira corrente de opinião, de que tudo que regula *também* determina; e alguma sensação, na segunda corrente, de que a determinação da abundância, para finalidades práticas, é o que realmente importa. Seja como for, é indiscutível que nenhuma população pode ficar absolutamente livre de regulação – a

longo prazo, não se conhece crescimento populacional desenfreado, e os declínios desenfreados que levam à extinção são raros. Além disso, seria equivocada toda a proposta segundo a qual os processos dependentes da densidade são raros ou geralmente apenas de menor importância. Um número muito grande de estudos tem sido realizado com vários tipos de animais, em especial insetos. A dependência da densidade nem sempre tem sido detectada, mas é comumente observada quando os estudos são continuados por muitas gerações. Ela foi detectada, por exemplo, em 80% ou mais dos estudos com insetos realizados por mais de 10 anos (Hassel *et al.*, 1989; Woiwod e Hanski, 1992).

Por outro lado, no tipo de estudo enfocado por Andrewartha e Birch, as condições climáticas foram tipicamente os principais determinantes da abundância, e outros fatores tiveram importância relativamente menor. Por exemplo, em um famoso estudo de uma praga, o tripse-da-macieira (*Thrips imaginis*), as condições climáticas foram responsáveis por 78% da variação no número desses insetos (Davidson e Andrewartha, 1948). Para prever a abundância do tripse, as informações sobre o clima são de extrema importância. Portanto, fica claro que o clima regulador do tamanho de uma população não necessariamente também determina o seu tamanho na maior parte do tempo. Seria também equivocado atribuir à regulação ou à dependência da densidade algum tipo de primazia. Elas podem estar ocorrendo de modo pouco freqüente ou intermitente. E mesmo quando ocorre regulação, ela pode estar levando a abundância para um nível que, por sua vez, está mudando em resposta à alteração dos níveis de recursos. É provável que nenhuma população natural esteja sempre verdadeiramente em equilíbrio. Em vez disso, é razoável esperar na natureza algumas populações que estejam quase sempre se recuperando do último desastre (Figura 14.3a), outras que estão em geral limitadas por um recurso abundante (Figura 14.3b), ou por um recurso escasso (Figura 14.3c), além de outras que estão em geral em declínio, após episódios repentinos de colonização (Figura 14.3d).

Existe uma forte tendência por insetos quanto ao conjunto de dados disponíveis para a análise da regulação e da determinação do tamanho populacional, e entre estes há uma preponderância de estudos sobre espécies-pragas. A informação limitada de outros grupos sugere que os vertebrados terrícolas podem ter populações significativamente menos variáveis do que as de artrópodes, e que as populações de aves são mais constantes do que as de mamíferos. Os mamíferos terrícolas de grande porte parecem ser regulados mais freqüentemente pelo seu suprimento de alimento; para mamíferos pequenos, a única grande causa de regulação parece ser a exclusão (dependente da densidade) de juvenis da procriação (Sinclair, 1989). Para aves, a escassez de alimento e a competição por territórios e/ou sítios para nidificação parecem ser mais importantes. Tais generalizações, no entanto, podem ser muito mais um reflexo das preferências na seleção de espécies para estudo e da desconsideração de seus predadores e parasitos.

14.2.3 Abordagens para a investigação de abundância

abordagens demográfica, mecanística e da densidade

Sibly e Hone (2002) distinguiram três abordagens amplas que têm sido usadas para tratar de questões sobre determinação e regulação da abundância. Eles colocaram a taxa de crescimento populacional como tema central, pois ela resume os efeitos combinados sobre a abundância de natalidade, de mortalidade e de movimento. A abordagem *demográfica* (Seção 14.3) busca variações de partição na taxa de crescimento populacional como um todo, entre as fases de sobrevivência, de natalidade e de movimento que ocorrem em estágios diferentes do ciclo de vida. O objetivo é identificar as fases mais importantes. No entanto, como veremos, isso motiva a pergunta: "Mais importante para quê?" A abordagem *mecanística* (Seção 14.4) busca relacionar variações na taxa de crescimento diretamente com variações em fatores específicos – alimento, temperatura, etc. – que podem ter influência sobre ela. A abordagem por si só pode abranger desde o estabelecimento de correlações até a realização de experimentos de campo. Por fim, a abordagem da *densidade* (Seção 14.5) busca relacionar variações na taxa de crescimento a variações na densidade. Ela representa um instrumento conveniente a ser usado no exame de alguns dos muitos estudos que têm sido realizados. Entretanto, como o trabalho de Sibly e Hone (2002) deixa claro, muitos estudos são híbridos de duas ou mesmo de todas as três abordagens. A falta de espaço nos impede de examinar todas as diferentes variantes.

FIGURA 14.3 Diagramas idealizados de dinâmica de populações: (a) dinâmica dominada por fases de crescimento populacional após desastres; (b) dinâmica dominada por limitações da capacidade de suporte do ambiente – a capacidade de suporte é alta; (c) igual a (b), mas a capacidade de suporte é baixa; (d) dinâmica, em um local habitável, dominada pelo declínio populacional após episódios mais ou menos repentinos de colonização.

14.3 A abordagem demográfica

14.3.1 Análise do fator-chave

fatores-chave ou fases-chave?

Por muitos anos, a abordagem demográfica foi representada por uma técnica denominada *análise do fator-chave*. Como veremos, encontram-se deficiências na técnica e têm sido propostas modificações úteis. Todavia, como um modo de explicar princípios gerais importantes e por motivos históricos, iniciaremos com a análise do fator-chave. Na verdade, a técnica está denominada inadequadamente, uma vez que ela começa, ao menos, pela identificação de *fases*-chave (em vez de fatores) na vida do organismo em questão.

besouro-da-batata-do-Colorado

Para realizar uma análise do fator-chave, são necessários dados organizados sob a forma de uma série de tabelas de vida (ver Seção 4.5) a partir de muitas diferentes coortes da população em exame. Assim, desde o seu desenvolvimento inicial (Morris, 1959; Varley e Gradwell, 1968), a tabela de vida tem sido utilizada mais comumente para espécies com gerações discretas ou onde as coortes podem ser prontamente distinguidas. Em particular, essa é uma abordagem baseada no uso de valores k (ver Seções 4.5.1 e 5.6). Um exemplo, para o besouro-da-batata-do-Colorado, *Leptinotarsa decemlineata*, é mostrado na Tabela 14.1 (Harcourt, 1971). Nessa espécie, os "adultos de primavera" emergem da hibernação mais ou menos na metade de junho, quando as plantas (caules e folhas) de batata começam a despontar acima do solo. Em 3 ou 4 dias começa a ovoposição, que continua por cerca de um mês e alcança seu pico na primeira quinzena de julho. Os ovos são postos em grupos sobre a superfície inferior da folha, e as larvas rastejam para o topo da planta, onde se alimentam durante o seu desenvolvimento, passando por quatro ínstares. Quando estão maduras, elas caem no solo e formam pupas. Os "adultos de verão" emergem no começo de agosto, alimentam-se e logo voltam a penetrar no solo no início de setembro, para hibernar e tornarem-se "adultos de primavera" na próxima estação.

O programa de amostragem forneceu estimativas da população em sete estágios: ovos, larvas iniciais, larvas tardias, pupas, adultos de verão, adultos hibernantes e adultos de primavera. Uma outra categoria foi incluída, "fêmeas × 2", para levar em conta todas as razões sexuais desiguais entre os adultos de verão. Na Tabela 14.1, estão listadas essas estimativas para uma única estação. Ela também fornece as principais causas supostas da mortalidade de cada estágio do ciclo de vida. Assim, o que é essencialmente uma técnica demográfica (tratando de fases) adquire o caráter de uma abordagem mecanística (pela associação de cada fase ao "fator" proposto).

valores médios de k: forças de fatores típicas

Os valores médios de k, determinados para uma única população durante 10 estações, estão apresentados na terceira coluna da Tabela 14.2. Esses valores indicam as forças relativas dos diferentes fatores que contribuem para a taxa total de mortalidade dentro de uma geração. Assim, a emigração de adultos de verão exerce o maior efeito proporcional (k_6 = 1,543), e a morte por fome de larvas mais maduras, a mortalidade de adultos hibernantes induzida pelas geadas, a "não-deposição" de ovos, os efeitos da chuva sobre as larvas jovens e o canibalismo de ovos desempenham também papéis importantes.

TABELA 14.1 Conjunto típico de dados da tabela de vida, coletados por Harcourt (1971), do besouro-da-batata-do-Colorado (neste caso, para Merivale, Canadá, 1961-62)

Intervalo de idade	*Número por 96 montículos de batata*	*Números de indivíduos "mortos"*	*Fator de mortalidade*	$Log_{10} N$	*Valor k*
Ovos	11.799	2.531	Não-depositados	4,072	0,105 (k_{1a})
	9.268	445	Inférteis	3,967	0,021 (k_{1b})
	8.823	408	Chuva	3,946	0,021 (k_{1c})
	8.415	1.147	Canibalismo	3,925	0,064 (k_{1d})
	7.268	376	Predadores	3,861	0,024 (k_{1e})
Larvas iniciais	6.892	0	Chuva	3,838	0 (k_2)
Larvas tardias	6.892	3.722	Fome	3,838	0,337 (k_3)
Células da pupa	3.170	16	*D. doryphorae*	3,501	0,002 (k_4)
Adultos de verão	3.154	126	Sexo (52% ♀)	3,499	−0,017 (k_5)
♀ × 2	3.280	3.264	Emigração	3,516	2,312 (k_6)
Adultos hibernantes	16	2	Geada	1,204	0,058 (k_7)
Adultos de primavera	14			1,146	
					2,926 (k_{total})

TABELA 14.2 Resumo da análise da tabela de vida de populações canadenses do besouro-da-batata-do-Colorado. *b* é a inclinação da regressão de cada fator *k* sobre o logaritmo dos números precedentes de sua ação; r^2 é o coeficiente de determinação. Para explicação adicional, ver o texto (segundo Harcourt, 1971)

Fator de mortalidade	*k*	*Valor médio de k*	*Coeficiente de regressão sobre k_{total}*	*b*	r^2
Ovos não-depositados	k_{1a}	0,095	–0,020	–0,05	0,27
Ovos inférteis	k_{1b}	0,026	–0,005	–0,01	0,86
Chuva sobre os ovos	k_{1c}	0,006	0,000	0,00	0,00
Canibalismo de ovos	k_{1d}	0,090	–0,002	–0,01	0,02
Predação de ovos	k_{1c}	0,036	–0,011	–0,03	0,41
Larvas 1 (chuva)	k_2	0,091	0,010	0,03	0,05
Larvas 2 (fome)	k_3	0,185	0,136	0,37	0,66
Pupas (*D. doryphorae*)	k_4	0,033	0,029	–0,11	0,83
Razão sexual desigual	k_5	–0,012	0,004	0,01	0,04
Emigração	k_6	1,543	0,906	2,65	0,89
Geada	k_7	0,170	0,010	0,002*	0,02
	k_{total}	2,263			

Entretanto, o que essa coluna da Tabela 14.2 não manifesta é a importância relativa desses fatores como determinantes das *flutuações* da mortalidade de ano-a-ano. Podemos facilmente imaginar, por exemplo, um fator que elimina repetidamente uma proporção significativa de uma população, mas que, ao permanecer constante em seus efeitos, desempenha uma parte pequena na determinação da taxa de mortalidade particular (e, assim, do tamanho particular da população) em um determinado ano. No entanto, isso pode ser estimado a partir da coluna seguinte da Tabela 14.2, que fornece o coeficiente de regressão de cada valor *k* individual sobre o valor total da geração, k_{total}.

Um fator de mortalidade importante na determinação das mudanças populacionais terá um coeficiente de regressão próximo à unidade, pois seu valor *k* tenderá a flutuar junto com o k_{total}, tanto em tamanho como em direção (Podoler e Rogers, 1975). Entretanto, um fator de mortalidade com um valor *k* que varia aleatoriamente com relação ao k_{total} terá um coeficiente de regressão próximo a zero. Além disso, a soma de todos os coeficientes de regressão dentro de uma geração será sempre igual à unidade. Portanto, os valores dos coeficientes de regressão indicarão a força relativa da associação entre fatores diferentes e as flutuações da mortalidade. O coeficiente de regressão mais elevado estará associado com o *fator-chave* causador da mudança populacional.

No exemplo do besouro-da-batata-do-Colorado, fica claro que a emigração dos adultos de verão, com um coeficiente de regressão de 0,906, é o fator-chave. Outros fatores (com a possível exceção da morte larval por fome) exercem um efeito desprezível sobre as mudanças na mortalidade da geração, embora alguns possuam valores médios de *k* razoavelmente altos. O simples exame dos gráficos das flutuações dos valores *k* com o tempo permite chegar a uma conclusão semelhante (Figura 14.4a).

Assim, enquanto os valores médios de *k* indicam as forças médias de diferentes fatores como causas de mortalidade em cada geração, a análise do fator-chave indica sua contribuição relativa às *mudanças* anuais na mortalidade da geração e, portanto, mede sua importância como determinantes do tamanho populacional.

O que é importante na regulação da população? Para obter uma resposta, examinamos a dependência de densidade de cada fator plotando os valores *k* em relação ao $\log_{10}$ dos números presentes antes do fator atuar (ver Seção 5.6). Portanto, as últimas duas colunas da Tabela 14.2 contêm as inclinações (*b*) e os coeficientes de determinação (r^2) das diferentes regressões dos valores *k* sobre seus apropriados "$\log_{10}$ das densidades iniciais". Três fatores parecem merecer um exame mais detalhado. A emigração dos adultos de verão (o fator-chave) parece atuar de forma sobrecompensadora dependente da densidade, já que a inclinação da regressão (2,65) é consideravelmente superior à unidade (ver também Figura 14.4b). Assim, o fator-chave, embora dependente da densidade, não regula tanto a população, pois a leva a flutuações violentas de abundância (devido à sobrecompensação). Na verdade, o sistema formado pelo besouro-da-batata e pelas plantas hospedeiras seria extinto, se estas não fossem continuamente replantadas (Harcourt, 1971).

Da mesma forma, a taxa de mortalidade das larvas por fome parece exibir uma dependência subcompensadora em relação à densidade (embora não seja estatisticamente significativa). No entanto, um exame da Figura 14.4b mostra que a relação ficaria muito melhor representada por uma curva, e não por uma regressão linear. Se tal curva for ajustada aos dados, o coeficiente de determinação aumenta de 0,66 até 0,97, e a inclinação (valor *b*) alcançada em densidades elevadas seria de 30,95 (embora, naturalmente, ela seja muito inferior, na gama de densidades observadas). Portanto, é bem possível que a morte das larvas por fome desempenhe um papel importante na regulação da população, anterior aos efeitos desestabilizadores do parasitismo de pupas e da emigração de adultos.

A análise do fator-chave tem sido aplicada a muitas populações de insetos, mas a poucas populações de vertebrados ou plantas. Os exemplos referentes a essas populações são mostrados na Tabela 14.3 e na Figura 14.5. Em populações da rã-da-madeira (*Rana sylvatica*) em três regiões dos Estados Unidos (Tabela 14.3), o período larval foi a fase-chave na determinação

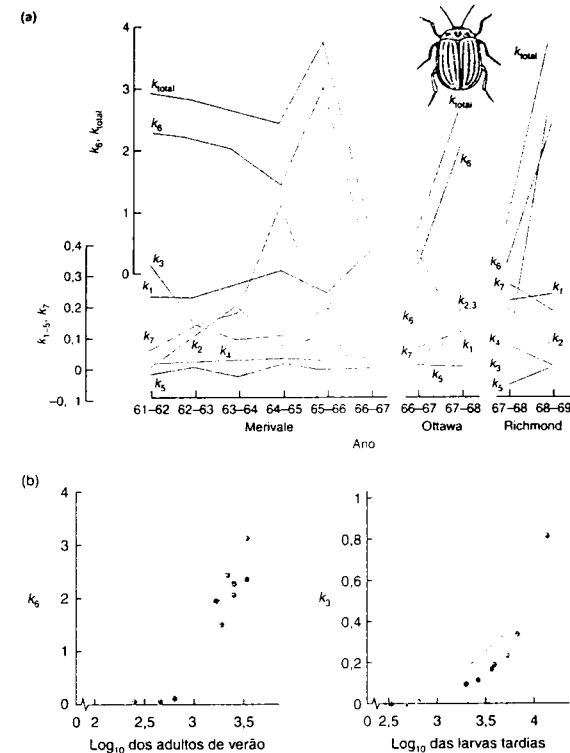



FIGURA 14.4 (a) Mudanças temporais dos diversos valores *k* de populações do besouro-da-batata-do-Colorado, em três locais no Canadá (segundo Harcourt, 1971). (b) Emigração dependente da densidade dos adultos de "verão" do besouro-da-batata-do-Colorado (inclinação = 2,65) (à esquerda) e morte por fome de larvas, dependente da densidade (inclinação = 0,37) (à direita) (segundo Harcourt, 1971).

da abundância em cada região (segunda coluna de dados). Isso resultou, em grande parte, de variações ano-a-ano da chuva durante o período larval. Em anos de precipitação baixa, os açudes podem ter secado completamente, reduzindo a sobrevivência larval a níveis catastróficos, às vezes como resultado de uma infecção bacteriana. No entanto, tal mortalidade não se relacionou de maneira consistente com o tamanho da população larval (um açude em Maryland e uma significância apenas aproximada na Virgínia – terceira coluna de dados) e, portanto, teve pouca importância na regulação dos tamanhos das populações. Em duas regiões, durante a fase adulta, a mortalidade foi claramente dependente da densidade e, por isso, reguladora (aparentemente como resultado da competição por alimento). De fato, em duas regiões, a mortalidade foi também mais intensa na fase adulta (primeira coluna de dados).

Em uma população polonesa de *Androsace septentrionalis*, uma espécie vegetal anual de duna arenosa (Figura 14.5; ver também Figura 14.1a), foi constatado que as sementes no solo constituíam a fase-chave determinante da abundância. No entanto, mais uma vez a mortalidade não operou de uma maneira dependente da densidade, e a mortalidade de plântulas, que não era a fase-chave, foi dependente da densidade. As sementes que emergiram primeiro na estação tiveram muito maior probabilidade de sobrevivência.

Em geral, portanto, a análise do fator-chave (à parte seu nome algo enganoso) é útil na identificação de fases importantes dos ciclos de vida de organismos em estudo. Ela é útil igualmente na distinção da variedade dos modos pelos quais as fases podem ser importantes: contribuindo de maneira significativa para a soma global da mortalidade, para as variações na mortalidade (e, ainda, na *determinação* da abundância) e para a *regulação* da abundância devido à dependência da densidade que a mortalidade apresenta.

TABELA 14.3 Análise do fator-chave (ou fase-chave) para populações da rã-da-madeira de três regiões dos Estados Unidos: Maryland (dois açudes, 1977 a 1982), Virgínia (sete açudes, 1976 a 1982) e Michigan (um açude, 1980 a 1993). Em cada região, a fase com a média mais alta do valor *k*, a fase-chave e toda a fase que mostre dependência de densidade estão destacadas em negrito (segundo Berven, 1995)

Intervalo de idade	*Valor médio de k*	*Coeficiente de regressão sobre k_{total}*	*Coeficiente de regressão sobre log (tamanho populacional)*
Maryland			
Período larval	1,94	**0,85**	**Açude 1: 1,03 (*P* = 0,04)** Açude 2: 0,39 (*P* = 0,50)
Juvenil: até um ano	0,49	0,05	0,12 (*P* = 0,50)
Adulto 1 a 3 anos	**2,35**	0,10	0,11 (*P* = 0,46)
Total	4,78		
Virgínia			
Período larval	**2,35**	**0,73**	0,58 (*P* = 0,09)
Juvenil: até um ano	1,10	0,05	–0,20 (*P* = 0,46)
Adulto 1 a 3 anos	1,14	0,22	**0,26 (*P* = 0,05)**
Total	4,59		
Michigan			
Período larval	1,12	**1,40**	1,18 (*P* = 0,33)
Juvenil: até um ano	0,64	1,02	0,01 (*P* = 0,96)
Adulto 1 a 3 anos	**3,45**	–1,42	**0,18 (*P* = 0,005)**
Total	5,21		

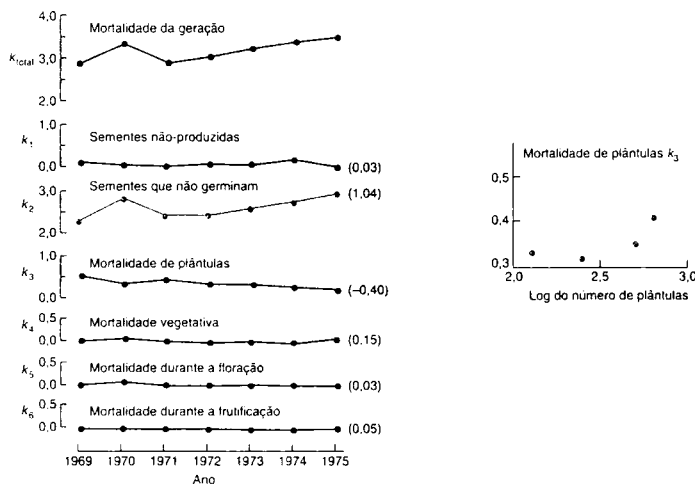



FIGURA 14.5 Análise do fator-chave de *Androsace septentrionalis*, uma espécie vegetal anual de duna arenosa. A mortalidade total da geração (k_{total}) e os diversos fatores *k* estão representados graficamente. Os valores dos coeficientes de regressão de cada valor *k* individual sobre k_{total} estão indicados entre parênteses. O coeficiente de regressão maior denota a fase-chave e está representado por uma linha colorida. Ao lado, observa-se cada valor *k* que varia de maneira dependente da densidade (segundo Symonides, 1979; análise em Silvertown, 1982).

14.3.2 Sensibilidades, elasticidades e análise da contribuição da λ

Embora a análise do fator-chave seja útil e amplamente utilizada, ela tem sido objeto de críticas persistentes e válidas, algumas técnicas (isto é, estatísticas) e algumas conceituais (Sibly e Smith, 1998). Entre essas críticas, são importantes (i) a maneira inconveniente com que os valores *k* tratam da fecundidade: um valor é calculado para nascimentos "ausentes", em relação ao número máximo de nascimentos possível; e (ii) a "importância" pode ser atribuída inapropriadamente a diferentes fases, porque a todas as fases da história de vida é dado um peso igual, embora elas possam diferir em seu poder de influenciar a abundância. Este é um problema particular para populações em que as gerações se sobrepõem, pois as mortes (e a fecundidade) tardias no ciclo de vida estão destinadas a ter um efeito menor sobre a taxa global de crescimento populacional do que aquelas de fases iniciais. De fato, a análise do fator-chave foi concebida para espécies com gerações discretas, mas ela tem sido aplicada a espécies com gerações sobrepostas; de qualquer modo, restringi-la à primeira situação é uma limitação da sua utilidade.

superando problemas na análise do fator-chave

A alternativa de Sibly e Smith (1998) à análise do fator-chave, a análise da contribuição da λ, supera esses problemas. λ é a taxa de crescimento populacional (e^r) referida como *R* no Capítulo 4, mas, neste caso, conservamos o símbolo usado por Sibly e Smith. Seu método, por sua vez, atribui um peso às fases do ciclo de vida, tomado da análise de sensibilidade e elasticidade (De Kroon *et al.*, 1986; Benton e Grant, 1999; Caswell *et al.*, 2001; ver também "modelos integrais de projeção", p. ex., Childs *et al.*, 2003), que é um aspecto importante da abordagem demográfica ao estudo de abundância. Por isso, tratamos primeiro, brevemente, da análise de sensibilidade e elasticidade antes de examinar a análise da contribuição da λ.

exame da matriz de projeção da população

Os detalhes do cálculo de sensibilidades e elasticidades estão além do nosso objetivo, mas os principais podem ser melhor compreendidos por meio do retorno à matriz de projeção da população, introduzida na Seção 4.7.3. Lembre-se que os processos de natalidade e sobrevivência de uma população podem ser resumidos sob forma de matriz, conforme segue:

$$\begin{bmatrix} p_0 & m_1 & m_2 & m_3 \\ g_0 & p_1 & 0 & 0 \\ 0 & g_1 & g_2 & 0 \\ 0 & 0 & g_2 & p_3 \end{bmatrix}$$

em que, para cada etapa no tempo, m_x é a fecundidade do estágio *x* (para o primeiro estágio), g_x é a taxa de sobrevivência e crescimento do estágio *x* para o próximo estágio e p_x é a taxa de persistência dentro do estágio *x*. Lembre também que λ pode ser calculada diretamente desta matriz. Claramente, o valor geral de λ reflete os valores dos diversos elementos na matriz, mas sua contribuição à λ não é igual. A *sensibilidade*, pois, de cada elemento (isto é, cada processo biológico) é o montante com que λ se alteraria para uma determinada mudança absoluta do valor do elemento da matriz, quando o valor de todos os outros elementos se mantivesse constante. Assim, as sensibilidades são mais altas para aqueles processos que possuem maior poder de influenciar λ.

sensibilidade e elasticidade

Entretanto, enquanto os elementos de sobrevivência (*gs* e *ps*, neste caso) ficam restritos a situar-se entre 0 e 1, as fecundidades não, e λ, portanto, tende a ser mais sensível a mudanças absolutas na sobrevivência do que a mudanças absolutas da mesma magnitude em fecundidade. Além disso, λ pode ser sensível a um elemento na matriz, mesmo se tal elemento assume o valor 0 (porque as sensibilidades medem o que *aconteceria*, se *houvesse* uma mudança absoluta em seu valor). Contudo, essas deficiências são superadas mediante o uso da *elasticidade* de cada elemento para determinar sua contribuição à λ, pois isso mede a mudança proporcional na λ, resultante de uma mudança proporcional no elemento. Convenientemente, com essa formulação de matriz, as elasticidades elevam-se a 1.

A análise da elasticidade, portanto, oferece um caminho especialmente direto para o manejo de abundância de plantas. Se quisermos aumentar a abundância de uma espécie ameaçada (manter λ tão alta quanto possível) ou reduzir a abundância de uma praga (manter λ tão baixa quanto possível), que fases do ciclo de vida seriam prioritárias em nossos esforços? Resposta: aquelas com as elasticidades mais altas. Por exemplo, a análise de elasticidade da tartaruga-marinha-de-Kemp (*Lepidochelys kempi*) no sul dos Estados Unidos, mostrou que a sobrevivência de indivíduos mais velhos, em especial subadultos, foi mais crítica para a manutenção da abundância do que ou a fecundidade ou a sobrevivência das crias (Figura 14.6a). Dessa forma, programas que dominaram a prática de conservação durante a década de 1980, segundo os quais os ovos eram incubados em outro lugar (México) e importados, parecem destinados a ser uma opção de manejo de retorno baixo (Heppell *et al.*, 1996). O preocupante é que tais programas têm se propagado e, até o momento, parece provável que esta conclusão se aplique a tartarugas em geral.

A análise da elasticidade foi aplicada também a populações do cardo-almiscareiro (*Carduus nutans*), uma erva daninha na Nova Zelândia. A sobrevivência e a reprodução de plantas jovens eram muito mais importantes para a taxa de crescimento populacional global do que aquelas dos indivíduos mais velhos (Figura 14.6b), mas, de modo desalentador, embora o programa de controle biológico na Nova Zelândia tenha objetivado corretamente essas fases por meio da introdução do gorgulho granívoro, *Rhinocyllus conicus*, os níveis máximos observados de predação de sementes (*c.* 49%) foram mais baixos do que os projetados como necessários para que λ ficasse inferior a 1 (69%) (Shea e Kelly, 1998). Conforme o prognosticado, o programa de controle teve um sucesso apenas limitado.

Desse modo, as análises de elasticidade são valiosas para identificar fases e processos importantes na determinação de abundância, mas elas assim procedem enfocando valores típicos ou médios e, nesse sentido, procuram o tamanho típico de uma população. Contudo, um processo com uma elasticidade pequena, na prática, pode ter ainda assim uma pequena participação nas variações de abundância de ano para ano ou de local para local, se tal processo (mortalidade ou fecundidade) mostrar pouca variação temporal ou

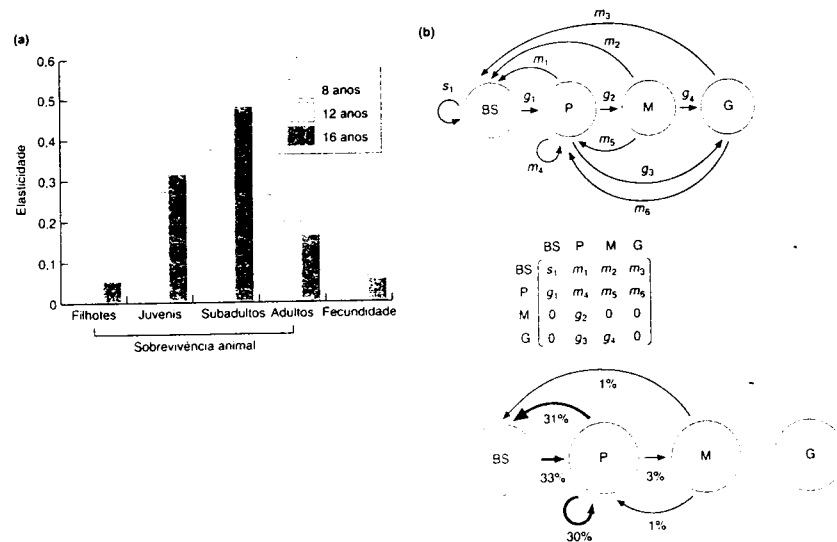



FIGURA 14.6 (a) Resultados de análises da elasticidade para a tartaruga-marinha-de-Kemp (*Lepidochelys kempi*), mostrando as mudanças proporcionais na λ resultantes de mudanças proporcionais em sobrevivência e fecundidade anuais estágio-específicas, admitindo três estágios diferentes de maturidade (segundo Heppell *et al.*, 1996). (b) Parte superior: representação diagramática da estrutura do ciclo de vida de *Carduus nutans* na Nova Zelândia; BS é o banco de sementes e P,M e G são plantas pequenas, médias e grandes. *s* é a dormência das sementes, *g* é o crescimento e sobrevivência aos estágios subseqüentes e *m* é a contribuição reprodutiva ou ao banco de sementes ou a plantas pequenas imediatamente após a germinação. Parte média: matriz de projeção da população resumindo essa estrutura. Parte inferior: os resultados de uma análise da elasticidade para uma população, em que as mudanças porcentuais em λ resultantes de mudanças porcentuais em *s*, *g* e *r* são mostradas no diagrama do ciclo de vida. As transições mais importantes são mostradas em negrito, e as elasticidades menores do que 1% são omitidas (segundo Shea e Kelly, 1998).

espacial. Para grandes mamíferos herbívoros, há evidências de que os processos com elasticidade alta tendem a variar pouco ao longo do tempo (p. ex., fecundidade de fêmeas adultas), os com elasticidade baixa (p. ex., sobrevivência de juvenis) variam muito mais (Gaillard *et al.*, 2000). A influência *real* de um processo sobre variações em abundância dependerá da elasticidade *e* da variação no processo. Gaillard e colaboradores sugerem que a ausência relativa de variação nos processos "importantes" pode ser um caso de "canalização ambiental": evolução, nas fases mais importantes para o ajuste, de uma capacidade de manter a constância relativa diante de perturbações ambientais.

Em comparação com as análises da elasticidade, a análise do fator-chave busca especificamente compreender as variações temporais e espaciais em abundância. O mesmo é verdadeiro para a análise da contribuição da λ, de Sibly e Smith, à qual retornamos. Podemos observar primeiramente que esta análise trata das contribuições das diferentes fases não a um valor *k* global (como na análise do fator-chave), mas a λ, um determinante de abundância muito mais óbvio. Ela emprega os valores *k* para quantificar mortalidade, mas pode usar fecundidades diretamente, em vez de convertê-las em "mortes da descendência em gestação". E, crucialmente, as contribuições de todas as mortalidades e fecundidades são ponderadas por suas sensibilidades. Portanto, muito propriamente, onde as gerações se sobrepõem, as chances das últimas fases serem identificadas com um fator-chave são correspondentemente mais baixas na contribuição da λ do que na análise do fator-chave. Em conseqüência, a análise da contribuição da λ pode ser utilizada com muito mais confiança, quando as gerações se sobrepõem. A investigação subseqüente de dependências da densidade procede exatamente da mesma maneira tanto na análise da contribuição da λ como na análise do fator-chave.

A Tabela 14.4 compara os resultados de duas análises aplicadas a dados da tabela de vida, coletados na ilha escocesa de Rhum, entre 1971 e 1983, para o cervo-vermelho (*Cervus elaphus*) (Clutton-Brock *et al.*, 1985). Durante o período de vida de 19 anos do cervo, as taxas de sobrevivência e natalidade foram estimadas em "blocos": ano 0, anos 1 e 2, anos 3 e 4, anos 5 a 7, anos 8 a 12 e anos 13 a 19. Essa divisão em blocos é responsável

pelo número limitado de valores diferentes nas colunas k_x e m_x da tabela, mas as sensibilidades da λ a tais valores são naturalmente distintas para idades distintas (as influências iniciais sobre a λ são mais fortes), excetuando que a λ é igualmente sensível à mortalidade em cada fase anterior à primeira reprodução (uma vez que é tudo "morte antes da reprodução"). As conseqüências dessas sensibilidades diferenciais são aparentes nas duas colunas finais da tabela, as quais resumem os resultados das duas análises mediante a apresentação dos coeficientes de regressão de cada uma das fases em relação a k_{total} e λ_{total}, respectivamente. A análise do fator-chave identifica a reprodução nos anos finais de vida como o fator-chave e, ainda, a reprodução nos anos precedentes como a próxima fase mais importante. Em situação completamente contrastante, na análise da contribuição da λ, as sensibilidades baixas da λ à natalidade nessas fases finais relegam-nas a uma insignificância relativa – em especial a última fase. A sobrevivência na fase mais inicial de vida, na qual há maior sensibilidade, torna-se o fator-chave, seguida pela fecundidade nos "anos intermediários", nos quais esta é a mais alta. Assim, a análise da contribuição da λ reúne as virtudes do fator-chave e das análises de elasticidade: distingue a regulação e a determinação de abundância, identifica fases ou fatores-chave, assim como leva em conta sensibilidades diferenciais da taxa de crescimento (e, portanto, da abundância) às fases diferentes.

14.4 A abordagem mecanística

A seção anterior tratou de análises direcionadas em fases do ciclo de vida, mas estas com freqüência atribuem os efeitos ocorrentes em fases determinadas a fatores ou processos (alimento, predação etc.) que operam durante aquelas fases. Uma alternativa tem sido o estudo de fatores particulares na determinação direta da abundância, relacionando o nível ou presença do fator (a quantidade de alimento, a presença de predadores) à própria abundância ou à taxa de crescimento populacional, que é obviamente o determinante imediato de abundância. Esta abordagem mecanística tem a vantagem de enfocar claramente o fator particular, mas, assim procedendo, é fácil perder de vista a importância relativa de tal fator comparado com outros.

14.4.1 Correlacionando abundância aos seus determinantes

A Figura 14.7 apresenta quatro exemplos em que a taxa de crescimento populacional aumenta com a disponibilidade de alimento. Ela também sugere que, em geral, tais relações estão provavelmente equiparadas aos níveis mais altos de alimento onde algum outro fator ou fatores coloca um limite superior na abundância.

TABELA 14.4 As colunas 1 a 4 contêm dados da tabela de vida de fêmeas de uma população do cervo-vermelho, *Cervus elaphus*, na ilha de Rhum, Escócia, usando dados coletados entre 1971 e 1983 (Clutton- Brock *et al.*, 1985): *x* é a idade; l_x é a proporção sobrevivente no início de uma classe de idade; k_x, poder de morte, foi calculado mediante uso de logaritmos naturais; e m_x, fecundidade, refere-se à natalidade de filhotes femininos. Esses dados representam médias calculadas durante o período, sendo os dados brutos coletados de duas maneiras: acompanhando individualmente os animais reconhecíveis a partir do nascimento e os animais velhos à morte. As duas colunas seguintes contêm as sensibilidades da λ (a taxa de crescimento populacional) a k_x e m_x em cada classe de idade. Nas duas colunas finais, as contribuições das diferentes classes de idade foram agrupadas conforme mostrado. Essas colunas exibem resultados contrastantes de uma análise do fator-chave e uma análise da contribuição da λ por meio dos coeficientes de regressão de k_x e m_x sobre k_{total} e λ_{total}, respectivamente, em que λ_{total} é cada ano de desvio em relação ao valor médio total de longo prazo (segundo Sibly e Smith, 1998, onde também podem ser encontrados detalhes dos cálculos)

Idade (anos) no início da classe, x	λ_x	k_x	m_x	*Sensibilidade de λ a k_x*	*Sensibilidade de λ a m_x*	*Coeficientes de regressão de k_x, à esquerda, e m_x, à direita, sobre k_{total}*	*Coeficientes de regressão de k_x, à esquerda, e m_x, à direita, sobre λ_{total}*
0	1,00	0,45	0,00	–0,14	0,16	0,01,–	0,32,–
1	0,64	0,08	0,00	–0,14	0,09	0,01,–	0,14,–
2	0,59	0,08	0,00	–0,14	0,08		
3	0,54	0,03	0,22	–0,13	0,07	0,00, 0,05	0,03, 0,04
4	0,53	0,03	0,22	–0,11	0,06		
5	0,51	0,04	0,35	–0,10	0,05	–0,00, 0,03	0,08, 0,16
6	0,49	0,04	0,35	–0,08	0,05		
7	0,47	0,04	0,35	–0,07	0,04		
8	0,45	0,06	0,37	–0,05	0,04	0,00, 0,15	0,09, 0,12
9	0,42	0,06	0,37	–0,04	0,03		
10	0,40	0,06	0,37	–0,03	0,03		
11	0,38	0,06	0,37	–0,02	0,02		
12	0,35	0,06	0,37	–0,02	0,02		
13	0,33	0,30	0,30	–0,01	0,02	–0,05, 0,80	0,01, –0,00
14	0,25	0,30	0,30	–0,006	0,01		
15	0,18	0,30	0,30	–0,004	0,008		
16	0,14	0,30	0,30	–0,002	0,005		
17	0,10	0,30	0,30	–0,001	0,004		
18	0,07	0,30	0,30	–0,001	0,002		
19	0,06	0,30	0,30	–0,000	0,002		

14.4.2 Perturbação experimental de populações

Como mencionamos na introdução deste capítulo, as correlações podem ser sugestivas, mas um teste muito mais poderoso da importância de um fator particular é manipulá-lo e monitorar a resposta da população. Predadores, competidores ou alimento podem ser acrescentados ou retirados e, se eles são importantes na determinação de abundância, isso seria evidente em comparações subseqüentes de populações-controle e manipulada. A seguir, serão discutidos exemplos, quando examinarmos o que pode governar os ciclos regulares de abundância exibidos por algumas espécies, mas devemos registrar de imediato que experimentos em escalas de campo requerem investimentos maiores em tempo, esforço e dinheiro. Uma distinção clara entre controles e tratamentos experimentais é inevitavelmente muito mais difícil de alcançar do que em laboratório ou em estufa.

Um contexto em que predadores são acrescentados a uma população é quando agentes de controle biológico (inimigos naturais de uma praga – ver Seção 15.2.5) são liberados na tentativa de controlar pragas. Entretanto, como a motivação tem um caráter prático, em vez de ser um exercício intelectual, um delineamento experimental perfeito em geral não tem sido a prioridade. Há muitas ocasiões, por exemplo, em que plantas aquáticas experimentam explosões populacionais massivas após sua introdução em novos hábitats, provocando problemas econômicos significativos ao bloquear canais de navegação e bombas de irrigação, além de prejudicar atividades pesqueiras. As explosões populacionais ocorrem à medida que as plantas apresentam crescimento clonal, dividindo-se em fragmentos que são dispersados. *Salvinia molesta*, uma pteridófita aquática, por exemplo, é originária do sudeste do Brasil e, a partir de 1930, propagou-se para diferentes regiões tropicais e subtropicais. Ela foi registrada primeiramente na Austrália, em 1952, e se propagou muito rapidamente – sob condições ótimas, *S. molesta* tem um tempo de duplicação de 2,5 dias. Aparentemente, essa espécie não tem pragas e parasitos significativos. Em 1978, o lago Moon Darra (Queensland setentrional) experimentou uma infestação de 50 mil toneladas de peso fresco de *S. molesta*, cobrindo uma área de 400 ha (Figura 14.8).

Entre os possíveis agentes de controle coletados na área de ocorrência natural de *S. molesta*, no Brasil, observou-se que o gorgulho preto de trombra-longa, *Cyrtobagous* sp., alimenta-se apenas daquela espécie. Em 3 de junho de 1980, 1.500 adultos foram soltos em gaiolas em uma enseada do lago, e uma outra soltura foi realizada em 20 de janeiro de 1981. O gorgulho estava livre de quaisquer parasitos ou predadores que pudessem reduzir sua densidade, e, em abril de 1981, por todo o lago, *Salvinia* tornou-se marrom-escura. Amostras dessa planta morta continham cerca de 70 gorgulhos adultos por metro quadrado, sugerindo uma população total de 1 milhão de besouros no lago. Em agosto de 1981, estimou-se que menos do que 1 tonelada de *S. molesta* saíra do lago (Room *et al.*, 1981). Esse foi o sucesso mais rápido de qualquer tentativa de controle biológico de um organismo pela introdução de outro. Isso demonstra a importância do gorgulho na abundância persistentemente baixa de *S. molesta*, tanto após a introdução deste animal na Austrália quanto em seu ambiente nativo. Este é um exemplo de experimento controlado, estendido a outros lagos com grandes populações de *Salvinia*.

FIGURA 14.7 Aumentos da taxa de crescimento populacional anual ($r = \ln \lambda$) com a disponibilidade de alimento (biomassa da pastagem [em kg ha^{-1}], exceto em (b), onde se considerou a abundância e em (c), onde se considerou a disponibilidade *per capita*) (a) Canguru-vermelho (de Bayliss, 1987). (b) Coruja-de-igreja (segundo Taylor, 1994). (c) Gnu (de Krebs *et al.*, 1999). (d) Porco-selvagem (segundo Choquenot, 1998). (segundo Sibly e Hone, 2002).

FIGURA 14.8 Lago Moon Darra (Queensland setentrional, Austrália). (a) Coberto por populações densas de *Salvinia molesta*, uma pteridófita aquática. (b) Após a introdução de gorgulho, *Cyrtobagous* spp. (cortesia de P. M. Room).

O poder e os problemas de experimentos em escala de campo são a seguir ilustrados por um exemplo já discutido na Seção 12.7.2, em que um "predador" (neste caso, um parasito) não foi acrescentado, mas retirado. Quando Hudson e colaboradores (1998) trataram populações cíclicas do galo-selvagem-vermelho, *Lagopus lagopus*, contra o nematódeo *Trichostrongylus tenuis*, a amplitude do "desastre" do galo selvagem foi substancialmente reduzida. Isso prova a importância dos nematódeos, normalmente, na redução da abundância do galo selvagem, justificando o esforço que tem sido feito para a manipulação. Todavia, como vimos, apesar desse esforço, permaneceu a dúvida se os nematódeos comprovadamente eram a causa dos ciclos (neste caso, os desastres residuais menores eram ecos moribundos) ou se, em vez disso, o experimento apenas provou um papel dos nematódeos na determinação da amplitude do ciclo, deixando o seu papel em um ciclo incerto. Os experimentos são melhores que correlações, mas quando eles envolvem sistemas ecológicos no campo, a eliminação de ambigüidade nunca é garantida.

14.5 A abordagem da densidade

As correlações com densidade não estiveram totalmente ausentes das abordagens que consideramos até agora. Na verdade, a dependência da densidade desempenhou um papel central em nossas discussões dos determinantes de abundância (natalidade, mortalidade e movimento) em capítulos anteriores. Alguns estudos, entretanto, têm enfatizado as dependências da densidade. Em particular, muitos desses estudos têm sido delineados para tentar evidenciar as dependências da densidade, direta e um *atraso* (ver Seção 10.2.2). É um problema, por exemplo, que as análises convencionais da tabela de vida sejam incapazes de detectar a dependência da densidade simplesmente porque elas não foram delineadas para tal (Turchin, 1990). Uma análise de séries temporais populacionais para 14 espécies de insetos de floresta detectou dependência direta da densidade de modo evidente em apenas cinco, mas dependência em atraso da densidade em sete das nove restantes (Turchin, 1990). É possível que uma proporção similar de populações, classificadas a partir das suas tabelas de vida como sem dependência da densidade, estejam de fato sujeitas à dependência em atraso da densidade de um inimigo natural.

14.5.1 Análise de séries temporais: dissecação da dependência da densidade

determinação da abundância expressa como uma equação de tempo em retardo

Várias abordagens relacionadas têm buscado dissecar a "estrutura" dependente da densidade da dinâmica de populações por meio de uma análise estatística de séries temporais de abundância. A abundância em um determinado ponto no tempo pode ser vista como um reflexo de abundâncias em diferentes épocas no passado. Esta análise reflete a abundância no passado imediato, evidentemente no sentido de que a abundância do passado deu origem diretamente à abundância do presente. Ela pode também refletir a abundância no passado mais distante, se, por exemplo, aquela abundância deu origem a um aumento da abundância de um predador, que no devido tempo afetou a abundância do presente (isto é, uma dependência em retardo da densidade). Particularmente, e sem entrar em detalhes técnicos, o logaritmo da abundância de uma população no tempo t, X_t, pode ser expresso, ao menos aproximadamente, como:

$$X_t = m + (1 + \beta_1) X_{t-1} + \beta_2 X_{t-2} + \ldots + \beta_d X_{t-d} + \mu_t \quad (14.1)$$

uma equação que capta, em uma forma funcional particular, a idéia da abundância do presente ser determinada por abundâncias passadas (Royama, 1992; Bjørnstad *et al.*, 1995; ver também Turchin e Berryman, 2000). Assim, m reflete a abundância média em torno da qual ocorrem flutuações ao longo do tempo; β_1 reflete a força da direta dependência da densidade; e outros β refletem as forças das dependências em retardo da densidade, com diferentes retardos em tempo até um máximo d. Por fim, u_t representa flutuações de ponto-tempo a ponto-tempo impostas de fora da população, independentes da densidade. É mais fácil entender essa abordagem quando X_ts representam desvios da abundância média a longo prazo, de tal modo que m desaparece (o desvio médio a longo prazo em relação à média é obviamente zero). Portanto, na ausência de qualquer dependência da densidade (todos os β zero), a abundância no tempo t refletirá simplesmente a abundância no tempo t_{-1} mais todas as flutuações "externas" u_t; por outro lado, todas as tendências reguladoras serão refletidas em valores de β menores que zero.

microtíneos da Fenoscândia

Aplicando essa abordagem a uma série temporal de abundância (isto é, uma seqüência de valores de X_t), em geral o primeiro passo é determinar o modelo estatístico (X_t como a variável dependente) com o número ótimo de retardos em tempo: um que alcance o melhor equilíbrio entre o cômputo para as variações de X_t e a não-inclusão de atrasos em demasia. Essencialmente, retardos adicionais são incluídos enquanto eles são responsáveis por um elemento adicional da variação significativo. Os valores de β no modelo ótimo podem, então, revelar a maneira pela qual a abundância é regulada e determinada na população. A Figura 14.9 ilustra um exemplo que resume análises de 19 séries temporais de roedores microtíneos (lemingues e ratos silvestres) de diferentes latitudes da Fenoscândia (Finlândia, Suécia e Noruega) amostrados uma vez por ano (Bjørnstad *et al.*, 1995). Em quase todos os casos, o número ótimo de atrasos foi dois e, desse modo, a análise foi realizada sobre a base desses dois atrasos: (i) dependência direta da densidade; e (ii) dependência da densidade com um atraso de um ano.

A Figura 14.9a expõe a dinâmica prevista, em geral, de populações governadas por essas duas dependências de densidade (Royama, 1992). Lembre-se que a dependência em atraso da densidade é refletida em um valor de β_2 menor do que 0, e a dependência direta da densidade é refletida em um valor de $(1+\beta_1)$ menor do que 1. Assim, as populações não-sujeitas à dependência em atraso da densidade não tendem a exibir ciclos (Figura 14.9a). Porém, os valores de β_2 menores do que 0 geram ciclos, cujo período (comprimento) tende a aumentar à medida que a dependência em atraso da densidade se torna mais intensa (para baixo no eixo vertical) e especialmente à medida que a dependência direta da densidade se torna menos intensa (da esquerda para a direita sobre o eixo horizontal).

apóia a hipótese da predação por especialistas

Os resultados da análise de Bjørnstad e colaboradores estão apresentados na Figura 14.9b. Os valores estimados de β_2 para as 19 séries temporais não mostraram qualquer tendência à medida que a latitude aumentava, mas os valores de β_1 aumentaram significativamente. Os pontos combinando esses pares de β_s são mostrados na figura, e a tendência com a latitude crescente está indicada pela seta. A partir dos próprios dados, já se sabia, antes da análise, que os roedores exibiam ciclos na Fenoscândia e que o comprimento do ciclo aumentava com a latitude. Os dados da Figura 14.9b indicam precisamente os mesmos padrões.

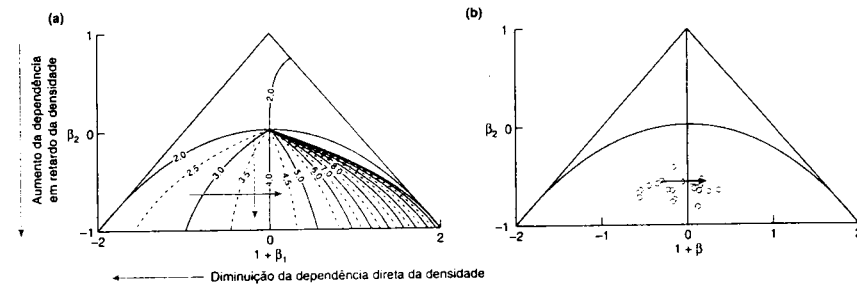



FIGURA 14.9 (a) Tipo de dinâmica de população gerada por um modelo auto-regressivo (ver Equação 14.1), incorporando dependência direta da densidade, β_1, e dependência em retardo da densidade, β_2. Os valores dos parâmetros fora do triângulo levam à extinção da população. Dentro do triângulo, as dinâmicas são ou estáveis ou cíclicas e, dentro do semicírculo, são sempre cíclicas, com um período (comprimento do ciclo) conforme mostrado pelas curvas de nível. Portanto, conforme indicado pelas setas, o período do ciclo pode aumentar à medida que β_2 decresce (dependência em retardo da densidade mais intensa) e especialmente à medida que β_1 aumenta (dependência direta da densidade menos intensa). (b) Localizações dos pares de valores estimados de β_1 e β_2, de 19 séries temporais de roedores microtíneos da Fenoscândia. A seta indica a tendência de latitude crescente na origem geográfica das séries temporais, sugerindo que uma tendência no período do ciclo com a latitude de aproximadamente três para cerca de cinco anos é o resultado de uma redução da intensidade da dependência direta da densidade (segundo Bjørnstad *et al.*, 1995).

Porém, além disso, tais dados sugerem que as razões dos padrões se encontram na estrutura das dependências da densidade: por um lado, uma forte dependência em atraso da densidade em toda a região, tal como resultaria das ações de predadores especialistas. Por outro lado, um declínio significativo da intensidade da dependência direta da densidade em função da latitude, tal como resulta de uma escassez imediata de alimento ou das ações de predadores generalistas (ver Figura 10.11b). Como veremos na Seção 14.6.4 (ver também Seção 10.4.4), isso apóia a hipótese da "predação por especialista" para ciclos de microtíneos. Contudo, o ponto importante neste caso é que este exemplo mostra a utilidade de tais análises, enfocando as próprias abundâncias, mas sugerindo mecanismos subjacentes.

14.5.2 Análise de séries temporais: calculando e caracterizando retardos

Em outros casos relacionados, a ênfase se desloca para a obtenção do modelo estatístico ótimo, pois o número de retardos nesse modelo pode fornecer indícios de como a abundância está sendo determinada. Isso pode ser feito porque o teorema de Taken (ver Seção 5.8.5) indica que um sistema que pode ser representado com três retardos, por exemplo, compreende três elementos funcionais interagindo, e dois retardos envolvem apenas dois elementos, etc.

lebres e linces...

Um exemplo desta abordagem (um outro é descrito na Seção 12.7.1) é o estudo de Stenseth e colaboradores (1997) sobre o sistema lebre-lince no Canadá, já mencionado brevemente na Seção 10.2.5. Lá, observamos que o modelo ótimo para a série temporal da lebre sugeriu três retardos, e o modelo para o lince sugeriu dois. As dependências da densidade para esses retardos são ilustradas na Figura 14.10a. Para as lebres, a dependência direta da densidade foi fracamente negativa (lembre-se que a inclinação mostrada é $1+\beta_1$) e a dependência da densidade com um retardo de um ano foi insignificante, mas houve significativa dependência da densidade com um retardo de dois anos. Para o lince, a dependência direta da densidade foi efetivamente ausente, mas houve forte dependência da densidade com um atraso de um ano.

...exigem três e duas dimensões, respectivamente

Isso, combinado com o conhecimento detalhado da comunidade da qual a lebre e o lince fazem parte (Figura 14.10b, c), proporcionou o fundamento para Stenseth e colaboradores (1997) construírem um modelo de três equações para as lebres e um modelo de duas equações para os linces. Especificamente, o modelo para o lince compreende apenas os linces e as lebres, pois estas são incomparavelmente as presas mais importantes dos linces (Figura 14.10b). O modelo para as lebres compreende elas próprias, "vegetação" (uma vez que as lebres se alimentam indiscriminadamente de uma ampla gama de vegetação) e "predadores" (uma vez que uma ampla gama de predadores se alimenta de lebres e consome outras presas na ausência de lebres, adicionando um forte elemento de auto-regulação dentro da guilda de predadores como um todo) (Figura 14.10c).

Por fim, e novamente sem entrar em detalhes técnicos, Stenseth e colaboradores foram capazes de redistribuir os modelos de duas e três equações do lince e da lebre na forma geral de retardo no tempo da Equação 14.1. Dessa forma, eles foram capazes também de redistribuir os valores de β nas equações de atraso no tempo como combinações apropriadas das forças de interação entre e dentro de grupos de lebres e linces. Animadoramente, eles descobriram que essas combinações eram inteiramente consis-

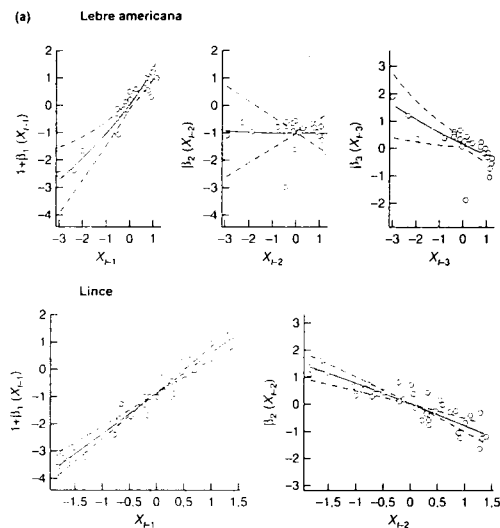



FIGURA 14.10 (a) Funções das equações auto-regressivas (ver Equação 14.1) para a lebre americana, acima ("três dimensões": dependência direta da densidade e retardos de 1 e 2 anos), e para o lince, abaixo (duas dimensões: dependência direta da densidade e um retardo de 1 ano). Em cada caso, portanto, a inclinação indica os parâmetros estimados, $1+\beta_1$, β_2 e β_3, respectivamente, refletindo a intensidade da dependência da densidade. Também são mostrados os intervalos de confiança de 95%. (*continua*)

FIGURA 14.10 (*continuação*) (b) Principais espécies e grupos de espécies na comunidade florestal boreal da América do Norte, com as interações tróficas (quem consome quem) indicadas por linhas ligando as espécies; as interações que afetam o lince são mostradas por setas em negrito. (c) A mesma comunidade, mas com as interações da lebre mostradas em negrito (segundo Stenseth *et al.*, 1997).

tentes com as inclinações (isto é, os valores de β) da Figura 14.10a. Assim, os elementos que parecem determinar a abundância de lebres e linces foram primeiro contados (três e dois, respectivamente) e depois caracterizados. O que temos aqui, portanto, é um híbrido poderoso de uma análise estatística (séries temporais) de densidades e uma abordagem mecanística (incorporação das interações específicas das espécies envolvidas ao conhecimento de modelos matemáticos).

Finalmente, observe que os métodos relacionados de análise de séries temporais têm sido usados na procura do caos em sistemas ecológicos, conforme descrito na Seção 5.8.5. As motivações nos dois casos, naturalmente, são um pouco distintas. Entretanto, a busca do caos é, de certo modo, uma tentativa de identificar populações que, à primeira vista, parecem ser tudo, menos "reguladas".

14.5.3 Combinando dependência e independência da densidade – clima e interações ecológicas

ratos multimamatos na Tanzânia

A busca do exame minucioso das contribuições relativas da dependência direta e da dependência em atraso da densidade, contudo, poderia ser visto como pré-julgamento dos determinantes de abundância por enfocar demasiadamente os processos dependentes da densidade, em oposição aos independentes da densidade. Outros estudos examinaram séries temporais precisamente, a fim de entender como fatores dependentes e independentes da densidade se combinam para gerar padrões particulares de abundância. Leirs e colaboradores (1997), por exemplo, examinaram a dinâmica do rato multimamato, *Mastomys natalensis*, na Tanzânia. Usando uma parte de seus dados para construir um modelo previsor (Figura 14.11a), e uma segunda parte para testar o êxito do modelo (Figura 14.11b), eles constataram, na construção do modelo, que as variações de sobrevivência e maturação foram muito melhor explicadas utilizando as densidades e a precipitação precedente como previsores do que pelo emprego de uma delas separadamente. As probabilidades de sobrevivência de subadultos (Figura 14.11c) não mostraram tendências claras com a chuva ou a densidade (embora eles tendessem a ser mais altos em densidades mais elevadas), mas as taxas de maturação cresceram de forma acentuada com a chuva (e foram as mais baixas em densidades elevadas seguintes aos meses úmidos), e a sobrevivência de adultos foi consistentemente mais baixa em densidades mais elevadas.

Estimativas de parâmetros demográficos (sobrevivência, maturação), a partir do modelo estatístico, foram depois usadas para construir um modelo de matriz do tipo descrito na Seção 14.3.2, o qual foi utilizado, por sua vez, para prever abundância no segundo conjunto (separado) de dados (Figura 14.11b), usando a precipitação e a densidade para prever um mês à frente. A correspondência entre os valores observados e previstos não foi perfeita, mas foi certamente estimulante (Figura 14.11d). Portanto, podemos observar agora como as abordagens de densidade, mecanística (precipitação) e demográfica se combinam para proporcionar *insights* na determinação da abundância de ratos. Esse exemplo adverte que uma compreensão adequada dos padrões de abundância provavelmente necessite incorporar os efeitos determinísticos e bióticos dependentes da densidade, bem como os efeitos climáticos (freqüentemente estocásticos) independente da densidade.

camundongos e a ENSO no Chile

Naturalmente, nem todos os efeitos do clima são totalmente estocásticos no sentido de serem inteiramente imprevisíveis. À parte das variações sazonais óbvias, vimos, na Seção 2.4.1, por exemplo, que existem muitos padrões climáticos operando em grandes escalas espaciais e com ao menos um certo grau de regularidade temporal, em especial

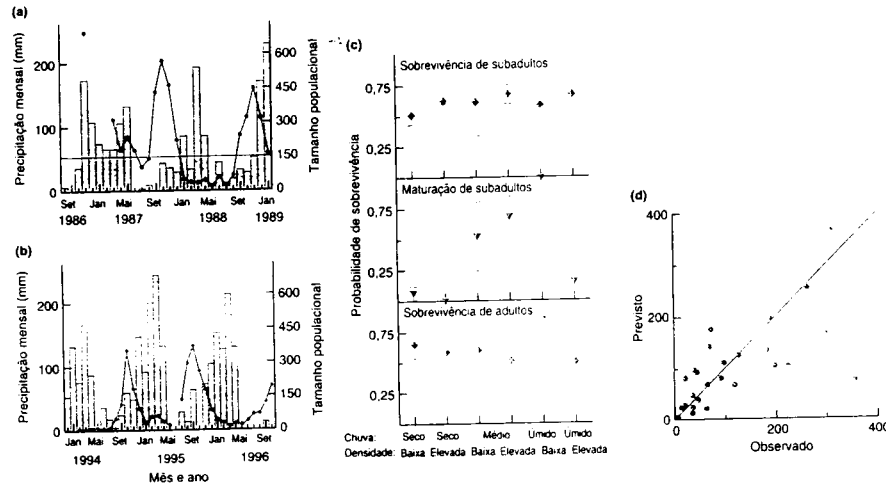



FIGURA 14.11 (a) Dados de séries temporais para ratos multimamatos (pontos) e precipitação (barras) na Tanzânia, usados para derivar um modelo estatístico, a fim de prever a abundância desses animais. (O traço horizontal indica a linha de corte entre densidades "elevadas" e "baixas".) (b) Dados de séries temporais subseqüentes utilizados para testar o modelo. (c) Estimativas (± EP), a partir do modelo, dos efeitos de densidade e chuva sobre o tamanho populacional. (d) Relação entre tamanhos populacionais previstos e observados nos dados do teste ($r^2 = 0,49$, $P < 0,001$); a linha de igualdade também é mostrada (segundo Leirs *et al.*, 1997).

a *El Niño–Southern Oscillation* (ENSO) e a *North Atlantic Oscillation* (NAO). Lima e colaboradores (1999) examinaram a dinâmica de uma outra espécie de roedor, o camundongo orelha-de-folha, *Phyllotis darwini*, no Chile. Eles seguiram um caminho similar ao de Leirs e seus colegas, no sentido de combinar os efeitos da variabilidade de precipitação governada pela ENSO e a dependência em retardo da densidade na responsabilidade pelos padrões de abundância observados.

14.6 Ciclos populacionais e suas análises

Os ciclos regulares na abundância animal foram primeiramente observados nos registros de longo prazo de companhias de comércio de pele e de guarda-caça. Os ciclos têm sido também registrados para muitos estudos de ratos silvestres e lemingues e em certos Lepidoptera de florestas (Myers, 1988). Esse assunto tem atraído os ecólogos ao menos desde que Elton dedicou atenção a eles, em 1924. Em parte, essa fascinação é atribuível à natureza admirável de um fenômeno que tem grande necessidade de uma explicação. Porém, existem também razões inteiramente científicas para tal preocupação. Primeiro, as populações cíclicas, quase por definição, ocorrem em diferentes épocas em uma ampla gama de densidades. Elas oferecem, portanto, boas oportunidades (poder estatístico alto) para detectar os efeitos dependentes da densidade que podem existir e integrá-los com os efeitos independentes da densidade em uma análise geral de abundância. Além disso, os ciclos regulares constituem um padrão com uma razão de "sinal" para "ruído" relativamente alta (comparada, digamos, à flutuações totalmente erráticas) que podem parecer ser principalmente ruído). Uma vez que toda a análise de abundância provavelmente busque explicações para o sinal e o ruído às perturbações estocásticas, obviamente é proveitoso saber com bastante clareza o que *é* sinal e o que *é* ruído.

As explicações para os ciclos geralmente enfatizam ou os fatores extrínsecos ou os intrínsecos. Os primeiros, atuando externamente à população, podem ser alimento, predadores ou parasitos, ou alguma flutuação periódica no próprio ambiente. Fatores intrínsecos são mudanças nos fenótipos dos próprios organismos (que podem, por sua vez, refletir mudanças no genótipo): mudanças na agressividade, na propensão a se dispersar, no rendimento reprodutivo, etc. A seguir, examinaremos estudos sobre ciclos populacionais em três sistemas, todos já tratados anteriormente: o galo-selvagem-vermelho (Seção 14.6.2), a lebre (e o lince) (Seção 14.6.3) e os roedores microtíneos (Seção 14.6.4). Em cada caso, será importante separar a causa do efeito; isto é, distinguir fatores que modificam a densidade daqueles que meramente variam *com* a densidade. Igualmente, será importante tentar distinguir os fatores que afetam a densidade (embora em uma população cíclica) daqueles que realmente impõem um padrão de ciclos (ver também Berryman, 2002; Turchin, 2003).

14.6.1 Detectando ciclos

O caráter definidor de um ciclo ou oscilação populacional é a regularidade: um pico (ou depressão) a cada *x* anos. (Naturalmente, *x* varia de caso a caso, e um certo grau de variação ao redor de *x* é inevitável; mesmo em um "ciclo de 3 anos" é esperado o intervalo ocasional de 2 ou 4 anos. Os métodos estatísticos aplicados a uma série temporal, para determinar se a alegação de "ciclicidade" pode ser justificável, em geral envolvem o emprego de uma função de autocorrelação (Royama, 1992; Turchin e Hanski, 2001). Esta realça as correlações entre pares de abundância separados por um intervalo de tempo, por dois intervalos de tempo, e assim sucessivamente. (Figura 14.12a). A correlação entre abundâncias separadas por somente um intervalo de tempo com freqüência pode ser alta apenas porque uma abundância levou diretamente à próxima. Como conseqüência, uma correlação altamente positiva entre pares separados por quatro anos, por exemplo, indicaria um ciclo regular com um período de quatro anos; já uma posterior correlação altamente *negativa* entre pares separados por dois anos indicaria um grau de simetria no ciclo: picos e depressões tipicamente separados por quatro anos; com picos tipicamente dois anos a partir das depressões.

Deve ser lembrado, no entanto, que não só o padrão de uma função de autocorrelação é importante, mas também sua significância estatística. Mesmo uma única e clara elevação e queda em uma série temporal relativamente curta pode insinuar um ciclo (Figura 14.12b). Porém, esse padrão teria de ser repetido em uma série muito mais longa, antes que as autocorrelações fossem significativas, e somente então se poderia dizer que o ciclo foi identificado (e requer explicação). Não é surpresa que os maiores investimentos em tempo e esforço são exigidos para estudar os ciclos em populações naturais. Mesmo onde tem havido investimentos, as séries temporais "ecológicas" resultantes são mais curtas do que aquelas comumente geradas, digamos, na física – e mais curtas do que aquelas provavelmente imaginadas pelos estatísticos que planejaram métodos para analisá-las. Os ecólogos precisam sempre ter cautela em suas interpretações.

14.6.2 Galo-selvagem-vermelho

A explicação para os ciclos na dinâmica do galo-selvagem-vermelho (*Lagopus lagopus scoticus*), no Reino Unido, foi tema de controvérsia durante décadas. Alguns autores enfatizaram um fator extrínseco, o nematódeo parasito *Trichostrongylus tenuis* (Dobson e Hudson, 1992; Hudson *et al.*, 1998). Outros enfatizaram um processo intrínseco, por meio do qual um aumento de densidade leva a mais interações entre aves masculinas não-aparentadas e, portanto, a interações mais agressivas. Isso determina, por sua vez, um espaçamento territorial mais amplo e uma redução do recrutamento, com um retardo, tal situação se mantém no ano seguinte (Watson e Moss, 1980; Moss e Watson, 2001). Logo, os dois pontos de vista se baseiam em uma dependência em retardo da densidade para gerar as dinâmicas cíclicas (ver Seção 10.2.2), embora estas surjam de diferentes modos.

Já observamos, nas Seções 12.7.4 e 14.4.2, que mesmo os experimentos em escala de campo não têm sido capazes de determinar com certeza o papel dos nematódeos. É bem provável que eles reduzam a densidade, e os resultados do experimento reforçam a idéia de que eles também geram os ciclos. Porém, os resultados também demonstram que os nematódeos determinam a amplitude dos ciclos, mas não os originam.

Em um outro experimento de campo, foram testados aspectos da alternativa "parentesco" ou "comportamento territorial" (Mougeot *et al.*, 2003). Em machos estabelecidos em áreas experimentais, foram feitos implantes de testosterona no início do outono, quando ocorrem as disputas territoriais. Isso aumentou sua agressividade (e, portanto, o tamanho dos seus territórios) em densidades que normalmente não gerariam tal comportamento. No final do outono, em relação às áreas-controle, ficou claro que o aumento da agressão dos machos mais velhos reduziu o recrutamento dos machos mais jovens: o tratamento com testosterona reduziu de forma significativa as densidades de machos e particularmente reduziu a razão de machos jovens (recentemente recrutados) em relação aos machos maduros, embora não houvesse efeito consistente sobre as densidades de fêmeas (Figura 14.13a).

Além disso, no ano seguinte, os machos jovens não retornaram, embora os efeitos diretos da testosterona tenham desaparecido (Figura 14.13a). Também, por causa da explosão dos jovens *parentes*, os níveis de parentesco foram provavelmente mais baixos em áreas experimentais do que em áreas-controle. Portanto, a hipótese do parentesco prevê que o recrutamento e a densidade nas áreas experimentais teriam permanecido mais baixos durante o ano seguinte: isto é, parentesco mais baixo leva a mais agressão, que leva a territórios maiores, que leva a recrutamento mais baixo, que leva à densidade mais baixa. Essas previsões foram confirmadas (Figura 14.13b).

Portanto, esses resultados demonstram, ao menos, o potencial dos processos intrínsecos em ter efeitos (retardados) dependentes da densidade sobre o recrutamento e, assim, gerar ciclos no galo selvagem. Em uma publicação nesse sentido, Matthiopoulos e colaboradores (2003) demonstram como as mudanças em agressividade podem causar ciclos populacionais. Como Mougeot e colaboradores observam, contudo, é possível que os parasitos e o comportamento territorial contribuam para os ci-

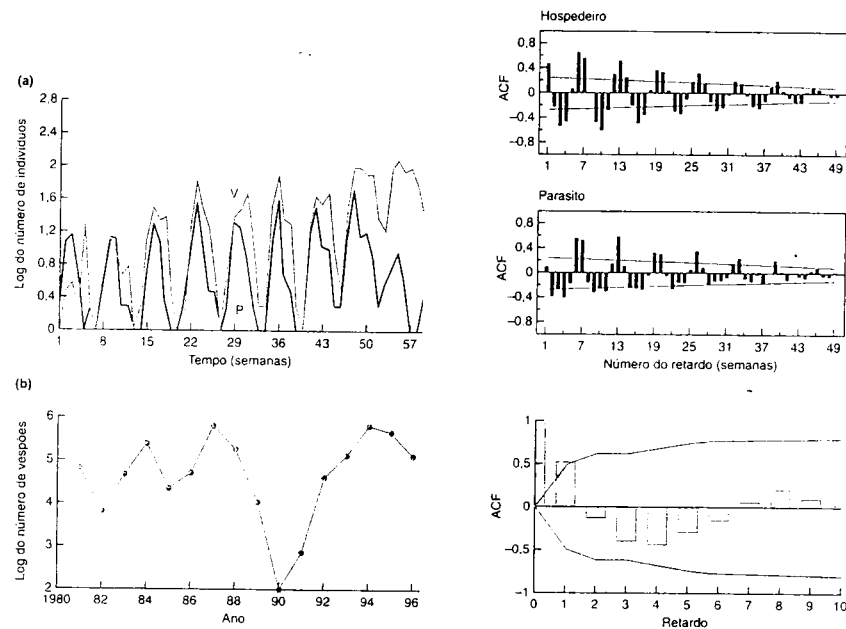



FIGURA 14.12 (a) Oscilações conjuntas na abundância da mariposa, *Plodia interpunctella*, e seu parasitóide, *Venturia canescens*, (P e V, respectivamente), e, à direita, uma análise da função de autocorrelação (ACF, *autocorrelation function*) desses dados (hospedeiro acima, parasitóide embaixo). As linhas inclinadas mostram os níveis que as barras devem ultrapassar para haver significância estatística ($P < 0{,}05$). Os períodos do ciclo (*l*) são de 6 a 7 semanas, com correlações significativas em *l*, *2l*, etc., e correlações negativas significativas em *0.5l*, *1.5l*, etc. (segundo Begon *et al.*, 1996). (b) Séries temporais para a abundância do vespão *Euura lasiolepis* (à esquerda) e uma análise ACF desses dados (à direita). Existe uma insinuação de um ciclo de oito anos (correlação positiva com um retardo de oito anos; correlação negativa com um retardo de quatro anos), mas isso não configura uma significância estatística (ultrapassando as linhas) (segundo Turchin e Berryman, 2000; seguindo Hunter e Price, 1998).

clos observados. Na verdade, os dois processos podem interagir: os parasitos, por exemplo, reduzem o comportamento territorial (Fox e Hudson, 2001). Certamente, não há garantia que uma das explicações alternativas seja declarada "vencedora".

14.6.3 Lebres

Os ciclos de "10 anos" da lebre e do lince também foram examinados em seções anteriores. Vimos, por exemplo, da análise de séries temporais de Stenseth e colaboradores (1997) (ver Seção 14.5.2), que, apesar de tornar-se um exemplo de "livro-texto" de oscilações conjuntas predador-presa, o ciclo da lebre mostra ser de fato gerado pelas interações com seu alimento e seus predadores, ambos considerados como guildas, em vez de uma única espécie. O ciclo do lince, por outro lado, revela realmente ser gerado por suas interações com a lebre.

Isso apóia outros resultados obtidos por meios experimentais muito mais diretos, revistos por Krebs e colaboradores (2001). Os padrões demográficos que fundamentam o ciclo da lebre são relativamente bem-definidos: a fecundidade e a sobrevivência começam a declinar bem antes que os picos de densidades sejam alcançados, chegando aos seus mínimos dois ou mais anos após o começo do declínio da densidade (Figura 14.14).

Primeiramente, podemos perguntar: "Nesses padrões, que papel desempenha a interação da lebre com seu alimento?". Em uma série de experimentos de campo, em que foi acrescentado alimento artificial, houve um suplemento de alimento natural, ou a qualidade do alimento foi manipulada por fertilizantes ou por abate de árvores para disponibilizar ramos de alta qualidade, todos apontaram na mesma direção. A suplementação alimentar pode melhorar a condição individual e, em alguns casos, levar a densidades mais altas, mas o alimento em si parece não exercer influência discernível no padrão cíclico (Krebs *et al.*, 2001).

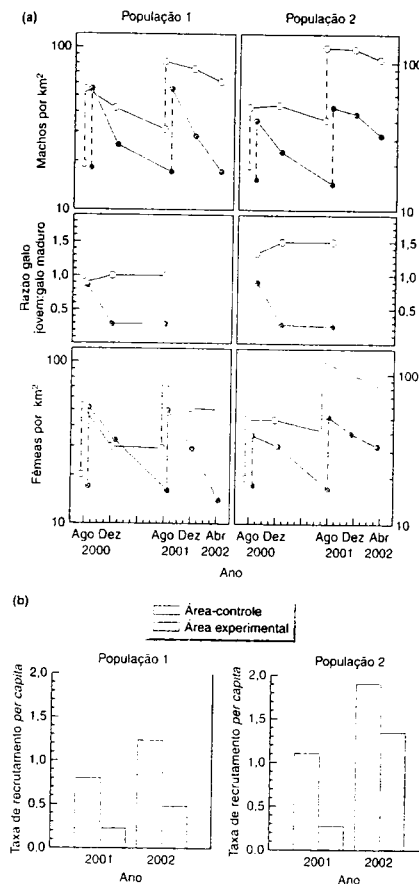



FIGURA 14.13 (a) Mudanças nas quantidades do galo selvagem (machos [galos]; razão galo jovem:galo maduro; e fêmeas [galinhas]) em áreas-controle ( ) e em áreas experimentais com implante de testosterona ( ) em duas populações. A barra cinza representa o período durante o qual os machos receberam implantes. (b) O recrutamento *per capita* nas duas populações foi mais alto nas áreas-controle do que nas áreas experimentais, em 2001, imediatamente após o tratamento e um ano depois (segundo Mougeot *et al.*, 2003).

Por outro lado, experimentos em que ou os predadores foram excluídos ou eles foram excluídos e o alimento foi também suplementado tiveram efeitos muito mais dramáticos. No estudo de Krebs e colaboradores (1995), realizado em Kluane Lake, Yukon, Canadá (Figura 14.15a), a combinação dos dois tratamentos e a predação incomparavelmente desempenharam o papel principal na sobrevivência.

Além disso, a suplementação alimentar reduziu levemente o declínio inicial na fecundidade antes dos picos de densidades (Figura 14.15 b), mas a combinação de suplementação alimentar e exclusão de predadores elevou a fecundidade a níveis quase máximos na fase de fecundidade mais baixa seguinte ao pico de densidade. Infelizmente, não foi possível medir a fecundidade em um tratamento em que apenas o alimento foi suplementado – um exemplo das frustrações que quase inevitavelmente acompanham os grandes experimentos de campo –, de modo que os efeitos de alimento e predadores não puderam ser desmembrados. Seria possível, contudo, que um aumento da freqüência de interação com predadores reduzisse a fecundidade por meio de seus efeitos fisiológicos sobre as lebres (redução da energia ou aumento dos níveis de hormônios associados ao estresse).

Assim, esses resultados de experimentos de campo obtidos com dificuldade e as análises de séries temporais concordam, essencialmente, ao sugerirem que o ciclo da lebre resulta de interações com seu alimento e seus predadores, sendo que os últimos possuem um papel preponderante. É também digno de nota que, ao menos durante alguns períodos, houve uma correlação alta entre o ciclo da lebre e o ciclo de 10 anos da atividade da mancha solar, que afeta os padrões climáticos gerais (Sinclair e Gosline, 1997). Esse tipo de fator extrínseco e abiótico foi inicialmente um forte candidato a desempenhar um papel importante na condução de ciclos populacionais em geral (Elton, 1924). No entanto, subseqüentemente, ele recebeu pouco apoio. Em primeiro lugar, muitos ciclos populacionais são do período indevido e são também variáveis no período (ver, por exemplo, os roedores microtíneos, na próxima seção). Em segundo lugar, os ciclos populacionais são muitas vezes mais pronunciados do que os ciclos extrínsecos propostos como seus "causadores". Da mesma forma, mesmo quando é demonstrada uma correlação, como no presente caso, isso simplesmente suscita a questão sobre o que liga os dois ciclos: presumivelmente é o clima atuando sobre alguma combinação dos fatores que já consideramos -- predadores, alimento e características intrínsecas da própria população –, embora não tenha sido comprovada nenhuma base mecanística para tal ligação.

Globalmente, portanto, o trabalho com lebres ilustra como diferentes metodologias podem ser reunidas na pesquisa para explicar um padrão cíclico. Ele também fornece uma advertência bastante ponderada das dificuldades logísticas e práticas – a coleta em séries temporais longas, o empreendimento de experimentos de campo grandes – que necessitam ser admitidas e superadas, a fim de estabelecer tais explicações.

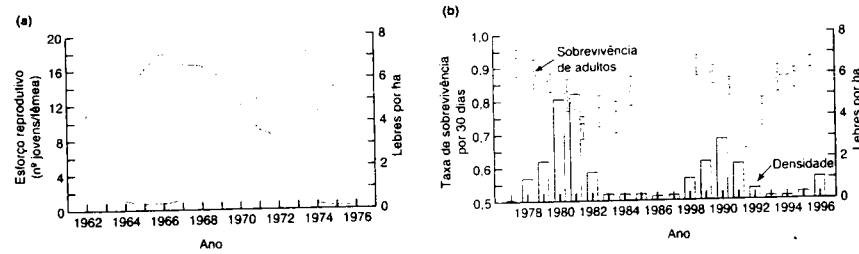



FIGURA 14.14 (a) Variação do esforço reprodutivo por ano (pontos) à medida que a densidade (linha contínua) muda durante um ciclo da lebre, em Alberta central, Canadá. (b) Variação da sobrevivência durante dois ciclos da lebre, em Kluane Lake, Yukon, Canadá. Muito poucas lebres foram capturadas para estimar a sobrevivência entre 1985 e 1987 (segundo Krebs *et al.*, 2001; [a] seguindo Cary e Keith, 1979).

14.6.4 Roedores microtíneos: lemingues e ratos silvestres

Não há dúvida que mais esforços têm sido dedicados ao estudo de ciclos populacionais de roedores microtíneos (ratos silvestre e lemingues) do que de qualquer outro grupo de espécies. Os períodos dos ciclos são tipicamente de 3 ou 4 anos, ou, muito mais raramente, de 2 ou 5 anos ou mesmo mais longos. Essas dinâmicas cíclicas têm sido identificadas convincentemente em uma gama de comunidades, incluindo: ratos silvestres (*Microtus* spp. e *Clethrionomys* spp.), na Fenoscândia (Finlândia, Noruega e Suécia); lemingues (*Lemmus lemmus*), em hábitats montanhosos da Fenoscândia; lemingues (*Lemmus* spp. e *Dicrostonyx* spp.), na tundra da América do Norte, Groenlândia e Sibéria; ratos silvestres (*Clethrionomys rufocanus*), em Hokkaido, Japão setentrional; ratos silvestres comuns (*Microtus arvalis*), na Europa Central; e ratos silvestres de campo (*Microtus agrestis*), na Inglaterra setentrional. Por outro lado, existem muitas outras populações de microtíneos que não evidenciam ciclos multianuais, incluindo ratos silvestres na Fenoscândia meridional, na Inglaterra meridional, em qualquer lugar da Europa e em muitos locais da América do Norte (Turchin e Hanski, 2001). É importante enfatizar também que um padrão completamente diferente de irregulares e espetaculares irrupções de abundância e movimento de massa é mostrado por apenas poucas populações de lemingues, em especial na Lapônia finlandesa. É esse

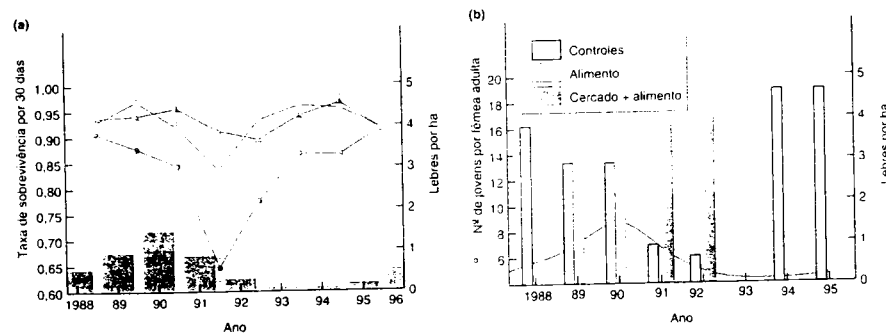



FIGURA 14.15 (a) Sobrevivência de lebres monitoradas (com intervalos de confiança de 90%) durante um ciclo de 1988 a 1996, em Kluane Lake, Yukon, Canadá. As barras representam as densidades; as linhas mostram a sobrevivência nos controles (♦) com exclusão dos predadores mamíferos (□) e com exclusão de predadores mamíferos e suplementação alimentar (▲). (b) Rendimento reprodutivo (linha contínua) durante um ciclo de lebres de 1988 a 1995, em Kluane Lake. Foi possível comparar valores-controle com aqueles dos tratamentos de suplementação alimentar em 1989 e 1990 e com aqueles em que houve suplementação alimentar e exclusão dos predadores mamíferos em 1991 e 1992 (segundo Krebs *et al.*, 2001; (a) seguindo Krebs *et al.*, 1995).

comportamento suicida que tem sido tão grosseiramente exagerado (para dizer o mínimo) em nome da licenciosidade poética de cineastas, condenando todos os lemingues à interpretação popular errônea (Henttonen e Kaikusalo, 1993).

Por muitas décadas, a mesma gama de fatores extrínsecos e intrínsecos, proposta para explicar os ciclos de microtíneos, tem sido dirigida a ciclos populacionais em geral. Dada a variedade de espécies e hábitats, talvez seja improvável neste caso a existência de uma única explicação que abranja todos os ciclos. Todavia, existem algumas características dos ciclos que apresentam uma explicação ou um conjunto de explicações. Primeiro, pela simples observação, percebe-se que algumas populações são cíclicas, e outras, não. Além disso, existem casos (especialmente na Fenoscândia) onde várias espécies coexistem, muitas vezes aparentemente com ecologias bem distintas, todas com ciclos sincronizados. Às vezes, há tendências claras no período dos ciclos, principalmente com a latitude crescente (sul para norte) na Fenoscândia (ver Seção 14.5.1), onde foi procurada mais intensivamente uma explicação, mas também em Hokkaido, Japão, onde o comportamento cíclico aumenta muito de sudoeste para nordeste (Stenseth *et al.*, 1996), e na Europa Central, onde ele aumenta de norte para sul (Tkadlec e Stenseth, 2001).

Uma perspectiva adequada como ponto de partida é reconhecer, como já vimos, que os ciclos dos roedores são o resultado de um processo de "segunda ordem" (Bjørnstad *et al.*, 1995; Turchin e Hanski, 2001) (ver Seção 14.5.1); isto é, eles refletem os efeitos combinados de um processo com dependência direta da densidade e de um processo com dependência em retardo da densidade. Isso imediatamente nos alerta para o fato que, ao menos em princípio, os processos direto e em retardo não precisam ser os mesmos em cada população cíclica: o importante é que os dois processos atuem em conjunto.

Iniciamos com as teorias "intrínsecas". Não é surpreendente que ratos silvestres e lemingues, capazes de alcançar taxas de crescimento populacional com um potencial extremamente alto, possam experimentar períodos de sobre-adensamento. Tampouco seria surpreendente se o sobre-adensamento depois produzisse mudanças fisiológicas e comportamentais. A agressão mútua (e mesmo a luta) pode tornar-se mais comum e ter conseqüências na fisiologia dos indivíduos, especialmente no equilíbrio hormonal. Sob circunstâncias diferentes, os indivíduos podem crescer mais ou amadurecer mais tarde. Pode haver aumento de pressão para que alguns indivíduos defendam seus territórios e para que outros escapem. Indivíduos aparentados e não-aparentados se comportam diferentemente entre si quando estão adensados. Podem ser geradas poderosas forças locais de seleção natural, que favorecem alguns genótipos (p. ex., agressores ou escapistas). Existem respostas que reconhecemos facilmente em sociedades humanas adensadas, e os ecólogos têm procurado os mesmos fenômenos, quando tentam explicar o comportamento populacional de roedores. Todos esses efeitos têm sido encontrados ou reivindicados por ecólogos especialistas em roedores (p. ex., Lidicker, 197; Krebs, 1978; Gaines *et al.*, 1979; Christian, 1980). Porém, permanece uma questão em aberto: se algum deles desempenha um papel crítico na explicação do comportamento de populações de roedores na natureza.

Em primeiro lugar, vimos, nas Seções 6.6 e 6.7, as complexidades, em roedores, das relações entre densidade, dispersão, parentesco e, por fim, a sobrevivência e o sucesso reprodutivo. Além disso, todo esse trabalho tem sido realizado com espécies que exibem ciclos. Portanto, existe pouco suporte para quaisquer regras universais, mas parece haver tendências de a maior parte da dispersão ser natal (logo após o nascimento), de os machos se dispersarem mais do que as fêmeas, de a dispersão efetiva (acontecimento, em vez de uma simples expectativa de deslocamento) ser mais provável em densidades mais baixas e de o ajuste ser maior quanto maior o parentesco dos vizinhos. Isso tem levado alguns autores a manifestarem que o "júri ainda está fora de época" (Krebs, 2003), mas outros simplesmente duvidam de qualquer papel desses processos na regulação de populações de roedores, em especial diante da freqüente dependência *inversa* da densidade (Wolff, 2003). Certamente, enquanto as variações entre indivíduos podem estar associadas a diferentes fases do ciclo, não significa dizer que elas estão *governando* os ciclos. Se os indivíduos se dispersam mais em determinadas fases do ciclo, digamos, ou se são maiores, é provável que isso seja uma *resposta* a um nível presente ou passado de alimento ou de disponibilidade de espaço, à pressão de predação ou à intensidade de infecção. Isto é, as variações intrínsecas explicam com mais probabilidade a natureza detalhada das respostas, e os fatores extrínsecos são mais prováveis para explicar as causas das respostas.

No entanto, ao menos em um caso, foi proposta uma causa intrínseca para a dependência em retardo da densidade. Inchausti e Ginzburg (1998) construíram um modelo com um "efeito materno", em que as mães transmitem fenotipicamente sua condição corporal às suas filhas, ou da primavera ao outono, ou do outono à primavera, e isso, por sua vez, determina sua taxa de crescimento *per capita*. Assim, nesse caso, a qualidade intrínseca de um indivíduo é na verdade uma resposta a uma densidade passada e, portanto, à disponibilidade de recursos passada, sendo responsável pela dependência em retardo da densidade. Além disso, quando Inchausti e Ginzburg, enfocando a Fenoscândia, alimentaram seu modelo com o que acreditavam ser valores razoáveis de taxa de crescimento populacional e o efeito materno, ambos decrescendo com a latitude, foram capazes de recriar ciclos com períodos variáveis de 3 a 5 anos (Figura 14.16). Turchin e Hanski (2001) criticaram as estimativas dos parâmetros (em especial as das taxas de crescimento) e afirmaram que o modelo do efeito materno de fator prévia ciclos de dois anos, divergentes daqueles observados. Ergon e colaboradores (2001) verificaram com ratos silvestres do campo,

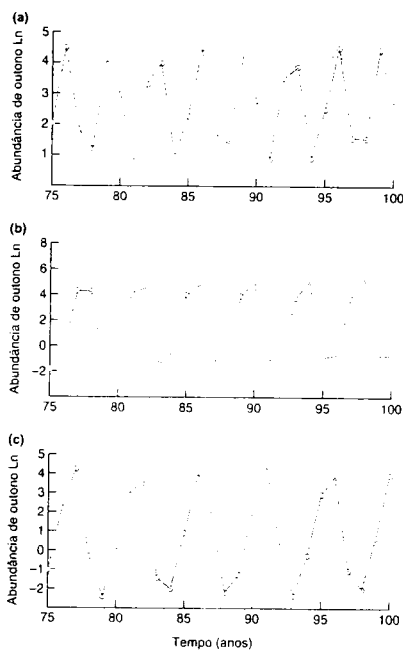



FIGURA 14.16 Comportamento do modelo do efeito materno de Inchausti e Ginzburg (1998) com valores divergentes da taxa reprodutiva anual máxima, R, e do efeito materno, M, por meio do qual a qualidade de filhas em uma estação é afetada pela qualidade das mães na estação anterior (outono ou primavera). As simulações partem de 75 "anos" para ajustar a um padrão regular. (a) $R = 7{,}3$; $M = 15$. (b) $R = 4{,}4$; $M = 10$. (c) $R = 3{,}5$; $M = 5$ (segundo Inchausti e Ginzburg, 1998).

Microtus agrestis, de populações cíclicas, que, ao transferi-los entre locais contrastantes, eles adquiriram rapidamente características mais apropriadas às suas novas do que às suas velhas populações – e certamente não aquelas de suas mães. Todavia, os resultados de Inchausti e Ginzburg, em comparação com a hipótese da predação por especialistas (ver Seção 14.5.1 e a seguir), enfatizam como o mesmo padrão (aqui, o gradiente latitudinal) pode ser alcançado por meios completamente diferentes. Eles também mostram que as teorias intrínsecas permanecem "em atividade", na busca contínua de uma explicação para os ciclos dos microtíneos.

hipótese da predação por especialistas

Retornando aos fatores extrínsecos, existem dois candidatos principais: predadores e alimento. (Parasitos e patógenos despertaram o interesse de Elton imediatamente após seu artigo original, de 1924, mas eles foram depois amplamente ignorados, até que recentes avanços técnicos tornaram seu estudo uma possibilidade séria. Permanece a ser verificado que papel, se algum, eles desempenham.) Já começamos o exame de predadores nas Seções 10.4.4 e 14.5.1. Sua importância nos ciclos de microtíneos, expressa como a "*hipótese da predação por especialista*", recebeu considerável apoio desde a década de 1990, a partir de uma série de modelos matemáticos e experimentos de campo, em especial de pesquisadores que se dedicaram aos ciclos na Fenoscândia. A hipótese, formulada em termos simples, propõe que os predadores especialistas são responsáveis pela dependência em retardo da densidade, e os predadores generalistas, cuja importância varia com a latitude, constituem a fonte principal de dependência direta da densidade.

Os experimentos iniciais de campo em que os predadores foram removidos (na Fenoscândia e em outros lugares), embora tipicamente levassem a aumentos de 2 a 3 vezes na densidade de ratos silvestres, foram sujeitos a diferentes críticas no seu delineamento experimental: eles eram de curta duração, ou de pequena escala, ou eles afetaram em demasia, ou muito pouco, as espécies de predadores, e eles muitas vezes envolveram o erguimento de cercas protetoras que provavelmente afetaram os movimentos das presas (ratos selvagens) (Hanski *et al.*, 2001). Experimentos conclusivos são uma necessidade, mas isso não os torna mais fáceis! Além disso, experimentos mais recentes originam alguns dos mesmos erros. No oeste da Finlândia, Klemola e colaboradores (2000) excluíram todos os predadores de quatro áreas cercadas de 1 ha, durante dois anos. As populações de ratos silvestres nos cercados aumentaram mais do que 20 vezes em abundância, comparadas com as grades-controle, até que as carências de alimento causassem a redução (Figura 14.17a). Porém, os efeitos de especialistas e generalistas estiveram inevitavelmente combinados em tal delineamento; e, ao mesmo tempo que resultados como esses indicam um papel importante dos predadores na sobrevivência e na abundância de ratos silvestres, eles não podem provar um papel na causa (de maneira oposta, digamos, na amplificação) dos ciclos dos ratos selvagens. Korpimaki e colaboradores (2002) trabalharam na mesma área, mas usaram quatro áreas não-cercadas muito maiores (2,5 a 3 km^2), por três anos. Eles reduziram a abundância de predadores durante o verão, mas não no inverno: mustelídeos, por meio de armadilhas, e aves predadoras, por meio da remoção natural e artificial de locais de nidificação. A redução dos predadores quadruplicou a densidade de ratos silvestres no primeiro (baixo) ano; acelerou uma duplicação na densidade no segundo ano; e duplicou a densidade de outono no terceiro (pico) ano (Figura 14.17b). Porém, novamente especialistas e generalistas não foram distinguidos, e o padrão temporal de abundância manteve-se essencialmente inalterado.

O modelo de predação por especialistas, aperfeiçoado com êxito em uma série de estudos (os refinamentos são traçados por Hanski *et al.*, 2001), apresenta as seguintes características-chave: (i) crescimento populacional logístico da presa (microtíneo), para refletir os efeitos da escassez de alimento diretamente dependentes da densidade sobre os microtíneos, impedindo o crescimento demasiado de suas populações antes da "captura" por predadores especialistas; (ii) predadores especialistas (doninhas) com uma taxa de crescimento populacional que declina à medida que aumenta a razão de predadores especialistas em relação às presas; (iii) diferenças sazonais na reprodução de ratos silvestres e doninhas no verão e no inverno; e (iv) predadores generalistas-generalistas, mamíferos que mudam de lugar ou aves especialistas com amplo deslocamento (nômades) que atuam de uma maneira diretamente dependente da densidade mediante resposta imediata às mudanças na densidade de microtíneos. Observe, portanto, que o modelo inclui dois dos mais estudados fatores extrínsecos: predadores e alimento. O alimento fornece a base da dependência direta da densidade; os predadores especialistas proporcionam a dependência em retardo da densidade. Os

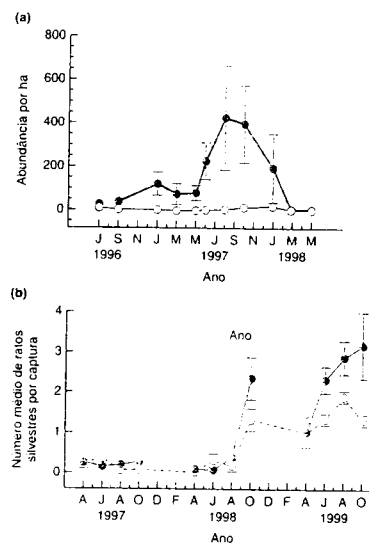



FIGURA 14.17 (a) Abundâncias médias de ratos silvestres (± EP) em quatro grades pequenas com exclusão de predadores (●) e quatro grades-controle (○), no oeste da Finlândia (segundo Klemola *et al.*, 2000). (b) Densidade de ratos silvestres (número médio de indivíduos capturados, ± EP, em abril, junho, agosto e outubro), provenientes de quatro locais grandes com redução de predadores (●) e quatro locais-controle (○), no oeste da Finlândia. A redução de predadores ocorreu somente durante o verão, e as densidades de ratos silvestres tenderam a igualar-se aos níveis do controle durante o inverno (segundo Korpimaki *et al*, 2002).

predadores generalistas fornecem, pois, uma fonte adicional de dependência direta de densidade que pode variar para simular seu conhecido declínio em abundância com a latitude.

Quando o modelo é transformado em parâmetro com dados de campo da Fenoscândia, ele pode recriar um número impressionante de características da dinâmica observada. Os ciclos são aumentos da amplitude e período corretos, e tanto o período quanto a amplitude do ciclo aumentam com a latitude à medida que a densidade de predadores generalistas decresce, conforme observado na natureza (Figura 14.18). Um modelo relacionado para o lemingue-de-colar, *Dicrostonyx groenlandicus*, predado por um predador especialista (o arminho, *Mustela erminea*) e três generalistas (Gilg *et al.*, 2003), foi também capaz de recriar ciclos observados na Groenlândia uma vez transformado em parâmetro com dados de campo.

Por outro lado, nem todos os estudos têm-se ajustado às previsões do modelo de predação por especialistas. Lambin e colaboradores (2000) descreveram ciclos regulares de ratos silvestres do campo em floresta de Kielder, Inglaterra setentrional (55°N), com um período de 3 a 4 anos e uma diferença de aproximadamente 10 vezes entre densidades de pico e densidades de depressão (uma diferença de 1 em uma escala logarítmica, como na Figura 14.18). No entanto, parametrizando o modelo de predação por especialistas com a intensidade estimada de predação por generalistas, nesse local não haveria previsão de ciclos – como haveria com a latitude. Além disso, um programa rigoroso de redução do número de doninhas (isto é, predadores especialistas) em grades não-cercadas dentro do local (de aproximadamente 60% em comparação com locais-controle) aumentou a sobrevivência de ratos silvestres adultos em cerca de 25%, mas não teve impacto apreciável na dinâmica cíclica (Graham e Lambin, 2002).

Lambin e seus colaborados concluíram desses estudos que os predadores generalistas não podem, afinal, ser responsáveis pelo gradiente no comprimento do ciclo verificado na Fenoscândia; e que os ciclos dos ratos silvestres não precisam ser o resultado do impacto da predação por especialistas (isto é, a doninha) (uma vez que eles parecem não estar em Kielder). Lembre-se, também, que os resultados das análises e das séries temporais (ver Seção 14.5.1) e os estudos da remoção de predadores na Fenoscândia são coerentes com a hipótese de predação por especialistas, mas não a comprovam. Em comparação, a resposta a esses resultados de partidários da hipótese de predação por especialistas (p. ex., Korpinaki *et al.*, 2003) enfatiza que os ciclos de Kielder são diferentes daqueles na Fenoscândia setentrional (amplitude mais baixa em Kielder, densidades mais altas nas depressões, menos sincronia espacial e apenas uma espécie de rato silvestre envolvida). Ou seja, eles sustentam que os resultados em Kielder podem nos dizer pouco ou nada sobre ciclos na Fenoscândia. Embora possamos nos empenhar para impedir isto, mesmo os estudos precisos são muitas vezes abertos a interpretações alternativas.

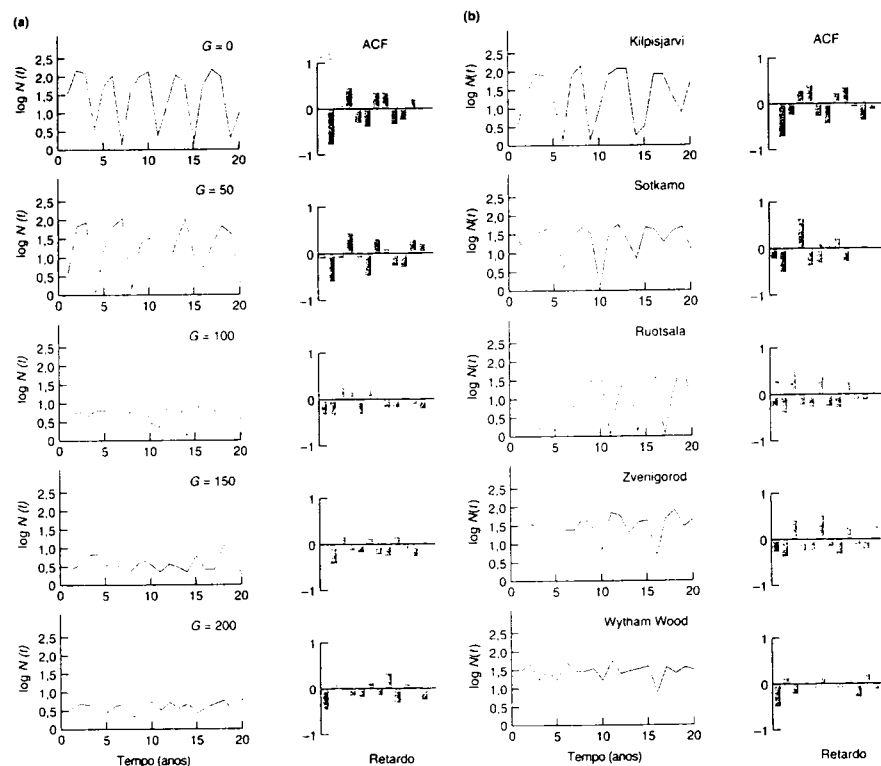



FIGURA 14.18 (a) Dados amostrados gerados pelo modelo de predação por especialistas e as funções de autocorrelação associadas (ACFs), para diferentes valores de abundância de predadores generalistas, *G*. À medida que *G* aumenta, aumenta o período do ciclo e diminui a amplitude do ciclo; em valores suficientemente altos, as dinâmicas são suficientemente altas para que os ciclos desapareçam por completo. (b) Séries temporais comparáveis de cinco locais de observações de campo: Kilpisjarvi (69°N, período = 5), Sotkamo (64ºN; período = 4), Ruotsala (63ºN: período = 3), Zvenigorod (57°N: período = 3) e Wytham Wood (51º N; periodicidade não-significativa) (segundo Turchin e Hanski, 1997).

Retornando finalmente ao papel do alimento, tanto as observações de campo como os experimentos sugerem que seria imprudente admitir que as mesmas forças atuam sobre ratos selvagens e lemingues (Turchin e Batzli, 2001). Em primeiro lugar, os ratos silvestres tipicamente consomem uma gama de plantas vasculares, incluindo graminóides (gramíneas e ciperáceas), e os lemingues se alimentam de uma mistura de musgos e graminóides. Os ratos silvestres parecem raramente consumir uma porcentagem baixa do material vegetal disponível (embora, naturalmente, a qualidade do alimento disponível possa ser mais importante do que sua quantidade – ver, por exemplo, Batzli, 1983); e a suplementação alimentar não tem aumentado a abundância desses animais (embora experimentos tenham sido frustrados pelo "efeito da despensa", por meio do qual os predadores são atraídos por altas densidades de ratos silvestres, contrariando os efeitos da suplementação). Os lemingues, por outro lado, nos picos das densidades, removem mais do que 50% e, às vezes, entre 90 a 100% da vegetação disponível.

Além disso, mediante uma análise de modelos, Turchin e Batzli (2001) mostraram que o papel que a vegetação pode desempenhar em dinâmicas cíclicas depende decisivamente da natureza da própria vegetação, em especial da dinâmica de vegetação após um consumo significativo por herbívoros. Se as dinâmicas forem logísticas (isto é, em forma de S), isso pode proporcionar a dependência em retardo da densidade, necessária para gerar ciclos de "segunda ordem" na abundância de microtíneos. Porém, se as dinâmicas forem de um "rebrotamento" (isto é, uma resposta inicial rápida, desacelerando até ser alcançada uma abundância de saturação), então toda a dependência da densidade será direta em vez de em retardo. Nesse caso, a interação microtíneo-alimento pode desempenhar uma parte integral nas dinâmicas cíclicas (como acontece, por exemplo, na hipótese da predação por especialistas), mas ela não pode ser a força motriz de segunda ordem. Decisivamente, as plantas consumidas por ratos silvestres parecem exibir uma rápida dinâmica de rebrotamento devido à grande proporção de partes não-consumidas, muitas das quais se encontram enterradas. Em comparação, os musgos são por natureza totalmente disponíveis aos seus consumidores e, uma vez devastados pelos lemingues, estes muitas vezes escavam o solo à procura de rizomas e igualmente os destroem. Portanto, a vegetação onde vivem os lemingues provavelmente exibe dinâmica logística: rápida somente após um começo lento.

Com base nisso, Turchin e Batzli tornaram parâmetro um modelo para microtíneos e um suprimento alimentar com crescimento logístico, usando os dados disponíveis para o lemingue marrom (*Lemmus sibiricus*) e sua vegetação em Barrow, Alasca (Batzli, 1993). Os resultados foram animadores, embora sem ser representações perfeitas dos padrões observados: as amplitudes dos ciclos foram demasiado baixas (400, em vez de 600 vezes) e longas (seis, em vez de quatro anos). Por outro lado, a incerteza e, em alguns casos, o desconhecimento cercaram vários dos parâmetros observados. Será necessário um cuidadoso trabalho de campo, especialmente para obter estimativas de parâmetros de inverno sob a neve, para determinar se tal crítica é justificada pela veracidade sobre a biologia de lemingues.

Os ciclos de microtíneos têm sido estudados por mais tempo e com maior intensidade do que quaisquer outras espécies e têm gerado mais teorias para explicá-los e mais divergências entre defensores em debate. No momento de escrever, parece ter-se chegado próximo a um consenso de que é necessária uma conjunção de dependência direta e retardo da densidade para explicar os padrões observados; e mais apoio é conquistado à controvérsia de que os predadores especialistas fornecem a dependência em retardo da densidade, e a escassez de alimento e predadores generalistas estabelecem a dependência direta da densidade. No entanto, todas as "conclusões científicas" são provisórias, e as modas mudam em ciência como em tudo. Resta saber quão consistentes e universais comprovam ser as explicações atuais.

Em uma abordagem geral, iniciamos este capítulo com uma série de perguntas. Por que algumas espécies são raras e outras são comuns? Por que uma espécie ocorre com densidades populacionais baixas em alguns locais e com densidades altas em outros? Que fatores causam flutuações na abundância de uma espécie? Tendo chegado ao final do capítulo, deveria ficar claro que nenhuma dessas perguntas tem uma resposta simples. Observamos em exemplos particulares por que uma espécie é rara ou por que uma outra varia em abundância de local para local. Porém, não devemos esperar que a resposta seja a mesma para todas as espécies – principalmente quando iniciamos um novo estudo de uma espécie que demanda nossa atenção, talvez pela sua abundância excessiva (uma praga) ou pela diminuição da abundância (um alvo para conservação). Entretanto, é crucial que tenhamos uma idéia clara de quais são as respostas possíveis e como podemos obter tais respostas. O objetivo deste capítulo foi examinar essas possibilidades e a maneira de distingui-las. No próximo capítulo, voltaremos a alguns dos exemplos prementes de populações, cuja abundância necessitamos compreender, a fim de aplicar alguma medida de controle – sejam pragas ou recursos naturais que desejamos explorar.

Reunimos tópicos de capítulos anteriores, buscando explicar variações em abundância.

Os ecólogos podem enfatizar a estabilidade ou as flutuações. Para esclarecer essas perspectivas contrastantes, é necessário distinguir claramente entre fatores que determinam e aqueles que regulam a abundância. Assim procedendo, revisamos conflitos históricos entre os pontos de vista de Nicholson e Andrewartha e Birch. Descrevemos, então, em linhas gerais, as abordagens demográficas mecanística e de densidade para a investigação de abundância.

Iniciando com a abordagem demográfica, explicamos a análise do fator-chave, seus usos, mas também suas deficiências. Por conseqüência, explicamos também a análise da contribuição da λ, que supera alguns dos problemas com a análise do fator-chave, e, ao desenvolver essa explicação, descrevemos e aplicamos a análise da elasticidade.

A abordagem mecanística relaciona o nível ou presença de um fator (quantidade de alimento, presença de predadores) com a própria abundância ou a taxa de crescimento populacional. Isso pode simplesmente tratar-se de correlações, mas pode, alternativamente, envolver a perturbação experimental de populações. Verificamos que a introdução de um agente de controle biológico é um exemplo particular dessa abordagem.

As correlações com densidade não estão ausentes em outras abordagens, mas a abordagem da densidade enfoca as dependências da densidade em si mesma. Explicamos como as análises de séries temporais buscam dissecar as dependências da densidade, em especial as forças relativas de dependência direta e em retardo da densidade, quando a abundância em um dado tempo é expressa como reflexo de abundâncias em tempos diferentes no passado ("retardos no tempo"). Mostramos, além disso, como análises relacionadas podem ser valiosas na contagem e na caracterização de retardos em uma descrição ótima de uma série temporal, e também na avaliação das respectivas contribuições de processos densidade-dependentes e densidade-independentes (especialmente climáticos) na determinação da abundância.

Os ciclos regulares e de multigerações têm sido de muitas maneiras, e por muitos anos, os marcos referenciais em relação aos quais os ecólogos têm testado sua capacidade de entender a determinação de abundância. Explicamos como os ciclos podem ser identificados dentro de séries temporais e, depois, examinamos três estudos de caso em detalhe.

Os ciclos do galo-selvagem-vermelho ilustram as dificuldades de distinguir explanações alternativas – parasitos e parentesco/comportamento territorial –, ambos com suporte.

O trabalho sobre ciclos em lebres ilustra a reunião de análises detalhadas de séries temporais e resultados obtidos por meios experimentais muito mais diretos. Ele também fornece uma advertência ponderada das dificuldades logísticas e práticas que necessitam ser admitidas e superadas para estabelecer explicações.

Mais esforços têm sido dedicados ao estudo de ciclos populacionais em roedores microtíneos (ratos silvestres e lemingues) do que em qualquer outro grupo de espécies. Descrevemos as tendências geográficas dos ciclos e a necessidade de uma explicação de suas causas. Observamos que tal explicação deve reconhecer que os ciclos são o resultado de um processo de "segunda ordem": uma combinação de um processo com dependência direta da densidade e um processo com dependência em retardo da densidade. Em seguida, examinamos três conjuntos de explicações, que diferem quanto à fonte de dependência em retardo da densidade: (i) as teorias "intrínsecas", incluindo efeitos maternos; (ii) a "hipótese de predação por especialistas", apoiada por modelos matemáticos e experimentos de campo, embora ambos tenham sido sujeitos à crítica ou evidência contraditória; e (iii) as teorias enfocadas no alimento, que também apresentam alguns problemas.

Concluímos reconhecendo que nenhuma das perguntas formuladas no início do capítulo tem respostas simples.

Capítulo 15
Aplicações Ecológicas ao Nível das Interações entre Populações: Controle de Pragas e Manejo de Exploração

15.1 Introdução

Os seres humanos fazem parte de todos os ecossistemas. Às vezes, nossas atividades nos motivam a conduzir espécies identificadas como pragas rumo à extinção ou a matar indivíduos de espécies que exploramos como fonte de alimento ou fibras, ao mesmo tempo em que garantimos a persistência de suas populações. Da mesma forma, podemos alocar esforços para prevenir a extinção de espécies que acreditamos estarem ameaçadas. Os resultados esperados pelos profissionais envolvidos com o controle de pragas, o manejo de exploração e a biologia da conservação são muito diferentes, mas todos eles necessitam de estratégias de manejo baseadas na teoria da dinâmica populacional. Devido ao fato de grande parte das ferramentas desenvolvidas para manejar espécies ameaçadas estar baseada na dinâmica de suas populações isoladamente, tratamos da conservação das espécies no Capítulo 7, ao final da primeira seção do livro, a qual considerou a ecologia em níveis individual e populacional. Os gestores ambientais responsáveis pelo controle de pragas e pelo manejo de exploração, por outro lado, devem em geral tratar explicitamente das interações que envolvem muitas espécies, e seu trabalho deve ser embasado na teoria referente às interações interespecíficas cobertas na segunda seção do livro (Capítulos 8 a 14). O controle de pragas e o manejo de exploração são tópicos deste capítulo.

A importância do controle de pragas e do manejo de exploração cresceu exponencialmente com o aumento da população humana (ver Seção 7.1), e cada um deles está envolvido com um aspecto diferente da "sustentabilidade". Dizer que uma atividade é "sustentável" significa que ela pode continuar, ou ser repetida no futuro previsível. No entanto, devido ao fato de boa parte das atividades humanas não ser obviamente sustentável, há uma crescente preocupação acerca de seu impacto sobre os recursos naturais. Não podemos continuar utilizando os mesmos pesticidas se um número crescente de pragas é resistente a eles. Não podemos (se pretendemos ter peixe para comer no futuro) continuar retirando peixes do mar mais rapidamente do que as populações remanescentes têm condições de substituí-los.

"sustentabilidade" – um objetivo do controle de pragas e do manejo de exploração

Assim, a sustentabilidade tem-se tornado um dos conceitos centrais – talvez o conceito central – da crescente preocupação em relação ao destino da Terra e das comunidades ecológicas que a habitam. Em nossa definição de sustentabilidade, utilizamos a expressão "futuro previsível" porque, quando uma atividade é descrita como sustentável, isso é feito com base no conhecimento da época. Porém, muitos fatores permanecem desconhecidos ou imprevisíveis. Uma determinada situação pode piorar (como ocorre quando condições oceanográficas adversas comprometem um estoque pesqueiro já ameaçado pela sobre-exploração) ou algum problema adicional imprevisto pode ser descoberto (como o desenvolvimento de resistência a um pesticida potente). Por outro lado, avanços tecnológicos podem permitir que uma atividade que até então parecia insustentável se torne sustentável (novos tipos de pesticidas que sejam mais especializados no combate a uma determinada praga e que sejam inofensivos a outras espécies podem ser descobertos). No entanto, também há o perigo real de observarmos os inúmeros avanços tecnológicos e científicos alcançados no passado e agirmos com a crença de que sempre haverá um "conserto" tecnológico para resolver nossos problemas atuais. Práticas insustentáveis simplesmente não podem ser aceitas com base na crença de que os avanços do futuro as tornarão sustentáveis.

O reconhecimento da importância da sustentabilidade como uma idéia unificadora na ecologia aplicada tem crescido gradualmente, mas temos de lembrar que a sustentabilidade só nasceu, de fato, em 1991. Foi quando a Sociedade Americana de Ecologia (Ecological Society of America) publicou "A iniciativa para uma biosfera sustentável: uma agenda de pesquisa ecológica", uma "convocação às armas para todos os ecólogos" redigida por 16 co-autores (Lubchenco *et al.*, 1991). E, no mesmo ano, a União Mundial para a Natureza (IUCN), o Programa das Nações Unidas para o Meio Ambiente (PNUMA) e a Rede WWF (antes conhecida como Fundo Mundial para a Natureza) publicaram em conjunto *Cuidando da Terra. Uma Estratégia para a Vida Sustentável* (IUCN/UNEP/WWF, 1991). Os conteúdos detalhados

desses documentos são menos importantes do que a sua existência. Eles indicam uma preocupação crescente com a sustentabilidade, compartilhada por cientistas, organizações não-governamentais e governos, e o reconhecimento de que grande parte do que fazemos não é sustentável. Mais recentemente, a ênfase mudou de uma perspectiva puramente ecológica para uma perspectiva que incorpora as condições sociais e econômicas que influenciam a sustentabilidade (Milner-Gulland & Mace, 1998) – a qual é, às vezes, referida como o "tripé" da sustentabilidade.

Neste capítulo, trataremos da aplicação da teoria populacional ao controle de pragas (Seção 15.2) e ao manejo de recursos naturais (Seção 15.3). Já vimos como os detalhes da estruturação espacial das populações podem afetar sua dinâmica (ver Capítulos 6 e 14). Com isso em mente, a Seção 15.4 fornece exemplos da aplicação de uma perspectiva metapopulacional no controle de pragas e no manejo de exploração.

Discutimos no Capítulo 7 como se espera que a mudança climática global prevista afete os padrões de distribuição das espécies. Tais conclusões foram baseadas no mapeamento dos nichos fundamentais das espécies em vista de novos padrões globais de temperatura e pluviosidade. Não enfocaremos esse fenômeno neste capítulo, mas devemos observar que a mudança global também impactará os parâmetros populacionais, como as taxas de natalidade e mortalidade e a época reprodutiva (p. ex., Walther *et al.*, 2002; Corn, 2003), com implicações para a dinâmica das populações das espécies-praga e das espécies exploradas (e sob risco de extinção).

15.2 Manejo de pragas

Uma espécie-praga é aquela que os seres humanos consideram indesejável. Essa definição cobre uma ampla gama de "pecados": os mosquitos são pragas porque são vetores de doenças ou porque suas picadas provocam coceira; *Allium* spp. são pragas porque quando colhidas com o trigo dão gosto de cebola ao pão; ratos e camundongos são pragas porque atacam estoques de alimento; carnívoros mustelídeos são pragas na Nova Zelândia porque são invasores indesejáveis que caçam aves e insetos nativos; ervas daninhas de jardim são pragas por razões estéticas. As pessoas querem se livrar de todas elas.

15.2.1 Nível de prejuízo econômico e limiares econômicos

A economia e a sustentabilidade estão intimamente ligadas. As forças do mercado asseguram que as práticas não-econômicas não sejam sustentáveis. Alguém poderia imaginar que o objetivo do controle de pragas seja sempre a erradicação total da praga, mas esta não é a regra geral. Em vez disso, o objetivo é reduzir a população da praga a um nível no qual não há necessidade de um controle adicional (o nível de prejuízo econômico ou NPE). Nossa discussão está baseada principalmente na teoria abordada no Capítulo 14, a qual tratou de uma combinação de fatores que determinam a abundância média de uma espécie e suas flutuações ao redor dessa média. O NPE para uma praga hipotética é ilustrado na Figura 15.1a: ele é maior do que zero (a erradicação não é vantajosa), mas também está abaixo da abundância média e típica da espécie. Se a espécie for naturalmente autolimitada a uma densidade abaixo do NPE, então nunca haveria uma razão econômica para se aplicar medidas de "controle", e a espécie não poderia, por definição, ser considerada uma "praga" (Figura 15.1b). Contudo, existem outras espécies que possuem uma capacidade de suporte acima do NPE, mas que têm uma abundância típica que é mantida abaixo do NPE por inimigos naturais (Figura 15.1c). Essas são pragas em potencial, podendo tornar-se pragas reais se os seus inimigos forem removidos.

No entanto, quando uma população-praga atinge uma densidade na qual está causando prejuízo econômico, em geral

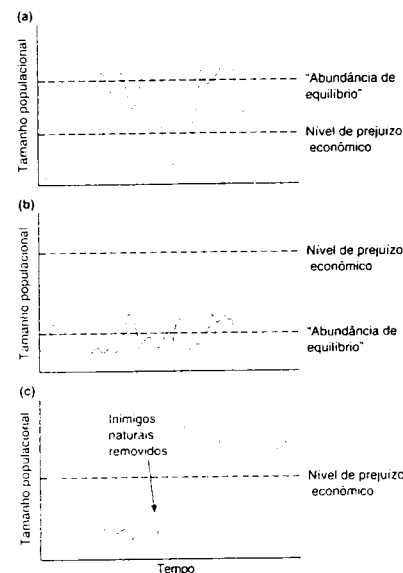



FIGURA 15.1 (a) Flutuações populacionais de uma praga hipotética. A abundância flutua ao redor da "abundância de equilíbrio" estabelecida pelas interações da praga com seu alimento, seus predadores, etc. Faz sentido econômico controlar a praga quando sua abundância excede o nível de prejuízo econômico (NPE). Sendo uma praga, sua abundância excede o NPE durante a maior parte do tempo (assumindo-se que ela não esteja sendo controlada). (b) Por outro lado, uma espécie que não pode ser uma praga sempre flutua abaixo de seu NPE. (c) Pragas "potenciais" normalmente flutuam abaixo de seu NPE, mas o ultrapassam na ausência de um ou de vários inimigos naturais.

já é muito tarde para começar a controlá-la. Então, o limiar econômico (LE) é ainda mais importante: a densidade da praga na qual se deve agir para prevenir que ela atinja o NPE. Os LEs são prognósticos baseados em análises de custo-benefício (Ramirez & Saunders, 1999) e em estudos detalhados de surtos passados ou, às vezes, em correlações com registros climáticos. Eles podem levar em consideração não apenas o número de indivíduos da espécie-praga, como também as populações de seus inimigos naturais. Por exemplo, a fim de controlar o afídeo-pintado-da-alfafa (*Therioaphis trifolii*), na alfafa forrageira da Califórnia, medidas de controle tiveram de ser adotadas em determinadas épocas e sob as seguintes circunstâncias (Flint & van den Bosch, 1981):

1. Quando a população de afídeos atinge 40 indivíduos por caule na primavera.
2. Quando a população atinge 20 afídeos por caule no verão e no outono, mas os três primeiros cortes de forrageira não são tratados se a taxa de joaninhas (coleópteros predadores de afídeos) por afídeo for de um adulto para cada 5 a 10 afídeos ou três larvas para cada 40 afídeos em alfafas em pé ou uma larva para cada 50 afídeos em restolhos.
3. Quando há 50 a 70 afídeos por caule durante o inverno.

15.2.2 Pesticidas químicos, ressurgência de pragas-alvo e pragas secundárias

Os pesticidas químicos são uma parte-chave do arsenal dos profissionais responsáveis por controlar pragas, mas eles devem ser utilizados com cuidado, pois a teoria populacional (veja, em particular, o Capítulo 14) prevê respostas indesejáveis à sua aplicação. A seguir, discutimos uma gama de pesticidas e herbicidas químicos antes de continuarmos a considerar algumas conseqüências indesejáveis de seu uso.

15.2.2.1 Inseticidas

O uso de *inorgânicos* data do início do controle de pragas, e, juntamente com os produtos vegetais, eles eram as armas químicas do crescente armamento de combate aos insetos-praga do século XIX e início do século XX. Eles são normalmente compostos metálicos ou sais de cobre, enxofre, arsênico ou chumbo – e são primordialmente venenos estomacais (isto é, eles são ineficientes como venenos de contato) e são, portanto, efetivos apenas contra insetos com aparelho bucal mastigador. Este fato, juntamente com seu legado de resíduos metálicos altamente tóxicos e persistentes, têm resultado em seu abandono virtual (Horn, 1988).

Produtos vegetais naturais com propriedades inseticidas, ou *botânicos*, como a nicotina do tabaco e o piretro dos crisântemos, seguiram um caminho semelhante aos inorgânicos, tendo sido amplamente substituídos, em particular devido à sua instabilidade quando expostos à luz e ao ar. Contudo, uma gama de *piretróides sintéticos* com estabilidade muito maior, como a permetrina e a deltametrina, substituíram outros tipos de inseticidas orgânicos (descritos a seguir) devido à sua relativa seletividade contra pragas em oposição a espécies benéficas (Pickett, 1988).

Os *hidrocarbonetos clorados* são venenos de contato que afetam a transmissão de impulsos nervosos. Eles são insolúveis na água e possuem uma grande afinidade com gorduras, tendendo, assim, a concentrar-se no tecido adiposo dos animais. O mais conhecido é o DDT: um Prêmio Nobel foi concedido ao seu descobridor em 1948, mas o seu uso foi suspenso nos EUA, exceto em casos de emergência, desde 1973 (embora ele continue sendo usado nos países mais pobres). Outros hidrocarbonetos clorados em uso incluem toxafeno, aldrin, dieldrin, lindano, metoxicloro e clordano.

Os *organofosforados* também são venenos que atacam o sistema nervoso. Eles são muito mais tóxicos (para insetos e mamíferos) do que os hidrocarbonetos clorados, mas em geral são menos persistentes no ambiente. Exemplos incluem o malation, o paration e o diazinon.

Os *carbamatos* têm um modo de ação semelhante ao dos organofosforados, mas alguns são muito menos tóxicos aos mamíferos. Contudo, a maioria é extremamente tóxica a abelhas (necessárias para a polinização) e vespas parasitóides (os prováveis inimigos naturais dos insetos-praga). O carbamato mais conhecido é o carbaril.

Os *reguladores de crescimento de insetos* são produtos químicos de vários tipos que mimetizam hormônios e enzimas naturais dos insetos e, assim, interferem no seu crescimento e desenvolvimento normal. Eles são geralmente inofensivos aos vertebrados e às plantas, embora possam ser tão efetivos contra insetos que são inimigos naturais de uma praga quanto à própria praga. Os dois principais tipos que têm sido efetivamente utilizados são (i) inibidores da síntese de quitina, como o diflubenzuron, que impede a formação de um exoesqueleto apropriado quando o inseto realiza a muda; e (ii) análogos de hormônios juvenis, como o metopreno, o qual impede os insetos-praga de realizarem a muda para a vida adulta, reduzindo, dessa forma, o tamanho populacional da geração subseqüente.

Os *semioquímicos* não são toxinas, mas produtos químicos que provocam uma mudança no comportamento da praga (literalmente, "sinais químicos"). Todos têm base em substâncias de ocorrência natural, embora em alguns casos tenha sido possível sintetizar os próprios semioquímicos ou seus análogos. Os feromônios agem sobre os membros da mesma espécie; os aleloquímicos sobre os membros de outra espécie. Feromônios de atração sexual são utilizados comercialmente para controlar populações de mariposas ao interferirem no acasalamento (Reece, 1985), e o feromônio de alarme dos afídeos é usado para aumentar a eficiência de um fungo patogênico contra afídeos-praga, em estufas na Grã-Bretanha, por meio do aumento da mobilidade dos afídeos, os quais, por sua vez, aumentam

sua taxa de contato com os esporos do fungo (Hockland *et al.*, 1986). Esses semioquímicos, juntamente com os reguladores de crescimento dos insetos, são às vezes chamados de inseticidas de "terceira geração" (seguindo as toxinas inorgânicas e orgânicas). Seu desenvolvimento é relativamente recente (Forrester, 1993).

15.2.2.2 Herbicidas

o conjunto de herbicidas

Nos herbicidas, também, os *inorgânicos* já foram importantes, embora a maioria tenha sido substituída, principalmente devido a uma combinação de problemas de persistência e falta de especificidade. No entanto, por essas mesmas razões, os boratos, por exemplo, os quais são absorvidos pelas raízes das plantas e translocados para as partes aéreas, ainda são às vezes utilizados para provocar uma esterilidade semipermanente em áreas que devem ser mantidas completamente livres de qualquer tipo de vegetação. Outros incluem uma gama de arsênicos, sulfamatos de amônio e cloratos de sódio (Ware, 1983).

Os *arsênicos orgânicos* são mais amplamente usados (p. ex., o metilarsonato dissódico). Eles em geral são aplicados como tratamentos pontuais (já que não são seletivos), nos quais são translocados para os tubérculos e rizomas, onde comprometem o crescimento.

Em contraste, os altamente bem-sucedidos *fenóxi* ou *hormônios* herbicidas são translocados por toda a planta e tendem a ser muito mais seletivos. Por exemplo, o 2,4-D é altamente seletivo contra ervas daninhas de folhas largas, e o 2,4,5-triclorofenoxietanóico (2,4,5-T) é usado principalmente para controlar plantas daninhas lenhosas perenes. Possivelmente, eles agem pela inibição da produção de enzimas necessárias à coordenação do crescimento vegetal, levando, em última instância, à morte da planta.

Os *amidas substituídos* têm diversas propriedades biológicas. Por exemplo, o difenamida é muito eficiente contra plântulas, em vez de plantas estabelecidas, e é, portanto, aplicado ao solo em volta de plantas estabelecidas como um herbicida "pré-emergência" que impede o aparecimento de ervas daninhas. O propanil, por outro lado, tem sido utilizado extensivamente em plantações de arroz como um agente seletivo pós-emergência.

As *nitroanilinas* (p. ex., a trifefluralina) são um outro grupo de herbicidas pré-emergência de uso muito comum que são incorporadas ao solo. Elas agem, seletivamente, por meio da inibição do crescimento de raízes e brotos.

As *uréias substituídas* (p. ex., o monuron) são, principalmente, herbicidas pré-emergência não-seletivos, embora alguns tenham usos pós-emergência. Seu modo de ação ocorre pelo bloqueio do transporte de elétrons.

Os *carbamatos* foram descritos entre os pesticidas, mas alguns são herbicidas que matam as plantas ao cessar a divisão celular e o crescimento dos tecidos vegetais. Eles são, principalmente, matadores de ervas daninhas seletivos e pré-emergência. Um exemplo é o asulam, muito usado para o controle de pasto em plantações e também eficiente em reflorestamentos e plantações de árvores de Natal.

Os *tiocarbamatos* (p. ex., dipropiltiocarbamato de S-etila) formam outro grupo de herbicidas pré-emergência incorporados ao solo que inibem seletivamente o crescimento de raízes e brotos que emergem de sementes de ervas daninhas.

Entre os herbicidas *nitrogenados heterocíclicos*, as *triazinas* (p. ex., o metribuzin) provavelmente sejam os mais importantes. Esses herbicidas são eficientes bloqueadores do transporte de elétrons e são usados, principalmente, por sua atividade pós-emergência.

Os *derivados fenólicos*, em particular os nitrofenóis, como o 2-metil-4,6-dinitrofenol, são químicos de contato que apresentam uma toxicidade de amplo espectro que se estende das plantas aos fungos, insetos e mamíferos. Eles agem por meio do desligamento da fosforilação oxidativa.

Os *bipiridílios* contêm dois importantes herbicidas, diquat e paraquat. Eles são produtos químicos de contato poderosos, de ação muito rápida e ampla toxicidade, que agem por meio da destruição das membranas celulares.

Finalmente, também é importante mencionar o *glifosato* (um herbicida *glicina substituída*): um produto químico não-seletivo, não-residual, translocado e aplicado às folhas que é popular por sua atividade em qualquer estágio do crescimento vegetal e em qualquer época do ano.

15.2.2.3 Ressurgência de pragas-alvo

as pragas retornam porque seus inimigos são eliminados

Um pesticida ganha um mau nome se, como normalmente é o caso, mata mais espécies do que apenas a espécie para o qual foi utilizado. Contudo, no contexto da sustentabilidade da agricultura, o mau nome é justificado especialmente se ele mata os inimigos naturais da praga e assim contribui para desfazer o que deveria ter sido feito. Dessa forma, o número de indivíduos da espécie-praga às vezes aumenta rapidamente algum tempo após a aplicação de um pesticida. Esse fenômeno é conhecido como a "ressurgência da praga-alvo" e ocorre quando o tratamento mata grandes números da praga *e* grandes números de seus inimigos naturais (um exemplo é apresentado a seguir, na Figura 15.2). Os indivíduos da espécie-praga que sobreviveram ao pesticida ou que migraram para a área mais tarde se encontram em um ambiente rico em recursos alimentares e com poucos ou nenhum de seus inimigos naturais. A população da praga pode, então, explodir. É provável que as populações dos inimigos naturais eventualmente se restabeleçam, mas o tempo que demorará para que isso ocorra depende tanto da toxicidade relativa do pesticida para a espécie-alvo e para as demais quanto da persistência do pesticida no ambiente, algo que varia drasticamente de um pesticida para outro (Tabela 15.1).

FIGURA 15.2 Problemas com pesticidas utilizados para combater pragas do algodão no San Joaquin Valley, Califórnia. (a) Ressurgência da praga-alvo: as lagartas do algodão (*Heliothis zea*) ressurgiram, porque a abundância de seus predadores naturais foi reduzida – o número de casulos danificados foi maior. Aumentos (b) das falsas-medideiras-da-couve (*Trichoplusia ni*) e (c) das lagartas da beterraba (*Spodoptera exigua*) foram observados quando pesticidas foram aplicados para combater os percevejos-sugadores-das-folhas-alvo (*Lygus hesperus*) – ambos são exemplos de surtos de praga secundários. (d) Aumento na resistência de percevejo-sugador-das-folhas ao Azodrin® (segundo van den Bosch *et al.*, 1971).

TABELA 15.1 (a) Toxicidade para espécies não-alvo e persistência de alguns inseticidas. As taxas possíveis variam de um mínimo de 1 (o qual pode incluir toxicidade zero) a um máximo de 5. O maior dano é causado por inseticidas que combinam persistência com toxicidade aguda às espécies não-visadas. Isso claramente pode ser aplicado, de certa forma, a cada um dos seis primeiros inseticidas (de amplo espectro) (segundo Metcalf, 1982; Horn, 1988)

	Toxidade				
	Rato	*Peixe*	*Ave*	*Abelha*	*Persistência*
Permetrin (piretróide)	2	4	2	5	2
DDT (organoclorado)	3	4	2	2	5
Lindano (organoclorado)	3	3	2	4	4
Paration etílico (organofosforado)	5	2	5	5	2
Malation (organofosforado)	2	2	1	4	1
Carbaril (carbamato)	2	1	1	4	1
Diflubenzuron (inibidor da síntese de quitina)	1	1	1	1	4
Metoprene (análogo de hormônio juvenil)	1	1	1	2	2
Bacillus thuringiensis	1	1	1	1	1

15.2.2.4 Pragas secundárias

Os efeitos colaterais de um pesticida podem envolver reações ainda mais sutis. Quando um pesticida é aplicado, pode ser que não apenas a praga-alvo ressurja. Juntamente com a espécie-alvo há a possibilidade de que isso ocorra com um número de espécies-praga potenciais que haviam sido mantidas sob controle por seus inimigos naturais (ver Figura 15.1c). Se o pesticida destrói esses inimigos naturais, as pragas em potencial podem tornar-se pragas reais – e são chamadas pragas secundárias. Um exemplo dramático é o dos insetos-praga do algodão no sul dos EUA. Quando a maciça disseminação dos inseticidas orgânicos iniciou, em 1950, havia duas pragas principais: o curuquerê do Alabama e o bicudo-do-algodoeiro (*Anthonomus grandis*), um invasor originário do México (Smith, 1998). Os inseticidas organoclorados e organofosforados (ver Seção 15.2.2.1) eram aplicados menos de cinco vezes ao ano e, inicialmente, pareciam apresentar resultados milagrosos – a produção de algodão aumentou bastante. Contudo, três pragas secundárias emergiram em 1955: a lagarta-do-algodão, o afídeo do algodão e a falsa lagarta rosada. As aplicações de inseticida, então, aumentaram para 8 a 10 ao ano. Isso reduziu o problema com o afídeo e a falsa lagarta rosada, mas provocou a emergência de outras cinco pragas secundárias. Na década de 1960, o número de espécies-praga do algodão aumentou das duas espécies originais para oito e, em média, eram realizadas 28 aplicações insustentáveis de inseticida por ano. Um estudo no San Joaquin Valley, estado da Califórnia, revelou a ressurgência da praga-alvo (neste caso, a lagarta-do-algodão era a espécie-alvo; Figura 15.2a) e surtos de pragas secundárias em ação (as populações de falsas-medideiras-da-couve e de lagartas da beterraba cresceram após a aplicação do inseticida contra outra espécie-alvo, o percevejo-sugador-das-folhas; Figura 15.2b, c). A melhoria no desempenho do manejo de pragas dependerá de um completo entendimento das interações entre as espécies-praga e não-praga, bem como de um conhecimento detalhado, por meio de experimentos, da ação de pesticidas em potencial contra várias espécies.

Às vezes, os efeitos involuntários da aplicação de pesticidas têm sido muito menos sutis do que a ressurgência de pragas-alvo e pragas secundárias. O potencial para a ocorrência de um desastre é ilustrado pelo caso da aplicação de enormes doses do inseticida dieldrin em grandes áreas de fazendas do estado de Illinois, EUA, entre 1954 e 1958, com a finalidade de "erradicar" uma praga das pastagens, o besouro japonês. O gado bovino e ovino das fazendas foi envenenado, 90% dos gatos e um número significativo de cães morreram e, entre os animais selvagens, 12 espécies de mamíferos e 19 espécies de aves sofreram perdas (Luckman & Decker, 1960). Resultados como esse salientam a necessidade de uma abordagem cuidadosa em qualquer exercício de manejo de praga. Tais desastres não deveriam ocorrer no futuro, em decorrência do aumento no conhecimento sobre a toxicidade e a persistência dos inseticidas e do desenvolvimento de pesticidas mais específicos e menos persistentes.

15.2.3 Herbicidas, ervas daninhas e aves do campo

Os herbicidas são usados em quantidades muito grandes e em escala mundial. Eles são ativos contra plantas-praga e quando utilizados em taxas comerciais parecem provocar poucos efeitos significativos nos animais. A poluição do ambiente por herbicidas não provocou, até recentemente, as reações observadas em relação aos inseticidas. Contudo, atualmente os conservacionistas se preocupam com a perda de "ervas daninhas" que servem de alimento para lagartas de borboletas e outros insetos, e cujas sementes representam o principal componente da dieta de muitas aves. Um desenvolvimento recente da agricultura tem sido a modificação genética das culturas, como a alteração da beterraba para produzir resistência ao herbicida não-seletivo glifosato (ver Seção 15.2.2.2). Essa alteração permite que o herbicida seja usado efetivamente para controlar as ervas daninhas que em geral competem com a plantação, sem, contudo, apresentar os efeitos adversos na própria beterraba.

A ançarinha-branca (*Chenopodium album*), uma planta que ocorre em todo o mundo, é uma erva daninha que se espera que seja afetada negativamente pelo cultivo de culturas geneticamente modificadas (GM); mas as sementes da ançarinha-branca são uma importante fonte de alimento de inverno para as aves do campo, incluindo a cotovia (*Alauda arvensis*). Watkinson e colaboradores (2000) aproveitaram o fato de a ecologia populacional da ançarinha-branca e da cotovia ter sido bem-estudada e incorporaram ambas as espécies em um modelo dos impactos da beterraba GM sobre as populações das áreas cultivadas. As cotovias forrageiam preferencialmente em campos com ervas daninhas e apresentam agregações locais em resposta à abundância de sementes destas plantas. Assim, o impacto da beterraba GM sobre as aves dependerá muito do grau de influência sobre as parcelas com alta densidade de ervas daninhas. Watkinson e colaboradores incorporaram os possíveis efeitos da densidade de sementes de ervas daninhas sobre as práticas agrícolas. Seu modelo assumiu: (i) que, antes da introdução da tecnologia GM, a maioria das fazendas tinha uma densidade de sementes de ervas daninhas relativamente baixa, com um pequeno número de fazendas apresentando densidades muito altas (linha contínua na Figura 15.3a); e (ii) que a probabilidade de um agricultor adotar as culturas GM está relacionada à densidade do banco de sementes por meio de um parâmetro ρ. Valores positivos de ρ indicam que os agricultores apresentam uma maior probabilidade de adoção da tecnologia onde as densidades de sementes são atualmente altas e há um potencial de redução de perdas de produção em decorrência das ervas daninhas. Isso leva a um aumento na abundância relativa de campos com baixa densidade (linha pontilhada na Figura 15.3a). Valores negativos de ρ indicam que os agricultores têm maior probabilidade de adoção da tecnologia onde as densidades de sementes são atualmente baixas (fazendas muito manejadas), talvez porque uma história de controle efetivo de ervas daninhas esteja correlacionada com a disposição em adotar novas tecnologias. Isso leva a uma diminuição na freqüência de campos de baixa densidade (linha tracejada na Figura 15.3a). Observe que ρ não é um parâmetro ecológico. Em vez disso, ele reflete uma resposta socioeconômica à introdução da nova tecnologia. A maneira como os agricultores responderão não dispensa explicação e precisa ser incluída como uma variável no modelo. Ocorre que a relação entre os atuais níveis de ervas daninhas e a adoção da nova tecnologia (ρ) é tão importante para a densidade populacional das aves quanto o impacto direto da tecnologia sobre a abundância das ervas daninhas (Figura 15.3b), o que enfatiza a necessidade dos gestores ambientais pensarem em relação ao tripé da sustentabilidade com suas dimensões ecológicas, sociais e econômicas.

15.2.4 A evolução da resistência aos pesticidas

Os pesticidas químicos perdem seu papel na agricultura sustentável se as pragas desenvolverem resistência. A evolução de resistência aos pesticidas nada mais é do que a ação da seleção natural. É praticamente certo que ela ocorrerá quando números enormes de indivíduos de uma população geneticamente variável são mortos de forma sistemática pelo pesticida. Uns poucos indivíduos podem apresentar uma resistência incomum (talvez porque possuam uma enzima capaz de eliminar o efeito do pesticida). Se o pesticida é aplicado repetidamente, cada geração subseqüente da praga possuirá uma proporção maior de indivíduos resistentes. Em geral, as pragas possuem uma alta taxa intrínseca de reprodução, de tal forma que uns poucos indivíduos em uma geração podem deixar centenas ou milhares de descendentes para a geração seguinte. Assim, a resistência se espalha muito rapidamente na população.

Esse problema em geral era ignorado no passado, apesar do primeiro caso de resistência ao DDT ter sido registrado já em 1946 (em moscas domésticas, (*Musca domestica*) na Suécia). A dimensão do problema está ilustrada na Figura 15.4, a qual mostra os aumentos exponenciais no número de invertebrados, ervas daninhas e patógenos de vegetais resistentes aos pesticidas. O estudo das pragas do algodão descrito anteriormente também fornece evidência da evolução da resistência a um pesticida (ver a Figura 15.2d). Até mesmo os roedores e os coelhos, *Oryctolagus cuniculus*, têm desenvolvido resistência a certos pesticidas (Twigg *et al.*, 2002).

A evolução da resistência a pesticidas pode ser reduzida pela substituição de um pesticida por outro em uma seqüência repetida e rápida o suficiente para que a resistência não tenha tempo para surgir (Roush & McKenzie, 1987). A cegueira do rio, uma doença devastadora que foi eficientemente erradicada de grandes áreas da África, é transmitida pelo borrachudo *Simulium damnosum*, cujas larvas vivem em rios. Um esforço imenso de pulverização de pesticidas com auxílio de helicópteros em vários países africanos (50.000 km de rios foram tratados semanalmente em 1999; Yameogo *et al.*, 2001) iniciou com o uso de Temefós, mas a resistência apareceu em cinco anos (Tabela 15.2). Então, Temefós foi substituído por outro organofosforado, Chlorphoxim, mas a resistência a esse novo pesticida também apareceu rapidamente. A estratégia de usar uma gama de pesticidas em rodízio tem impedido o surgimento de resistência e, assim, haviam poucas populações que ainda eram resistentes ao Temefós em 1994 (Davies, 1994).

Contudo, se os pesticidas químicos não tivessem resultado em nada além de problemas – se seu uso fosse insustentável intrinsecamente e de forma aguda –, então eles já não seriam mais usados em larga escala. Isso não aconteceu. Ao contrário, sua taxa de produção aumentou rapidamente. A razão custo-benefício para o produtor individual em geral permaneceu a favor do uso dos pesticidas. Além disso, o prospecto de uma fome em massa iminente ou de uma doença epidêmica nos países mais pobres é tão assustador que os custos sociais e de saúde relacionados ao uso de pesticidas têm sido ignorados. Em geral, o uso de pesticidas tem sido justificado por

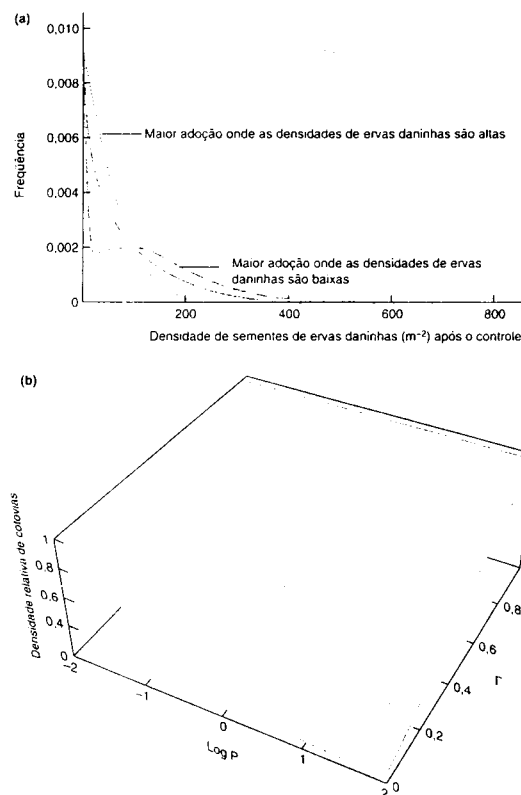



FIGURA 15.3 (a) Distribuição de freqüências de densidades médias de sementes em fazendas antes da introdução da beterraba GM (linha sólida) e em duas situações nas quais a tecnologia têm sido adotada: onde a tecnologia é adotada preferencialmente em fazendas, onde a densidade de ervas daninhas é atualmente alta (linha pontilhada) e onde ela é atualmente baixa (linha tracejada). (b) Densidade relativa de cotovias em campos durante o inverno (eixo vertical; a unidade indica o uso do campo antes da introdução das culturas GM) em relação a ρ (eixo horizontal; os valores positivos significam que os fazendeiros apresentam maior probabilidade de adotar a tecnologia GM onde as densidades de sementes são atualmente altas, e os valores negativos indicam que isso ocorre onde as densidades de sementes são atualmente baixas) e à redução aproximada da densidade do banco de sementes de ervas daninhas devido à introdução de culturas GM (Γ; terceiro eixo; valores realistas são aqueles menores que 0,1). Observe que o parâmetro espacial que se espera que os sistemas reais ocupem é a "fatia" do diagrama mais próxima do leitor, onde pequenos valores positivos ou negativos de ρ produzem densidades de cotovias bem diferentes (segundo Watkinson *et al.*, 2000).

medidas objetivas, como o "número de vidas salvas", a "eficiência econômica da produção de alimentos" e a "quantidade total de alimento produzido". Nesses aspectos fundamentais, seu uso pode ser descrito como sustentável. Na prática, a sustentabilidade depende do desenvolvimento contínuo de novos pesticidas que se mantêm um passo à frente das pragas: pesticidas que são menos persistentes, biodegradáveis e mais eficientemente específicos contra as pragas.

15.2.5 Controle biológico

Os surtos de pragas ocorrem repetidamente – por isso a necessidade de se aplicar os pesticidas. No entanto, os biólogos podem, às vezes, substituir os produtos químicos por outra ferramenta que faz o mesmo trabalho e que freqüentemente custa muito menos: o controle biológico (a manipulação dos inimigos naturais das pragas). O controle biológico envolve a aplicação da teoria referente às interações entre as espécies e seus inimigos naturais (ver Capítulos 10, 12 e 14) para limitar a densidade populacional de determinadas espécies de praga. Há uma variedade de tipos de controle biológico.

O primeiro é a *introdução* de um inimigo natural de outra região geográfica – com freqüência proveniente da área de origem da praga antes de ela alcançar este *status* – com o objetivo de que o agente de controle persista e, dessa forma, mantenha a praga abaixo de seu limiar econômico a longo prazo. Esse é um caso de invasão desejada de uma espécie exótica e é freqüentemente chamado de *controle biológico clássico* ou *importação*.

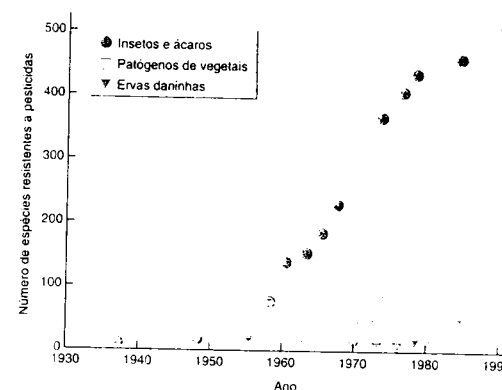



FIGURA 15.4 Aumento no número de artrópodes (insetos e ácaros), patógenos de vegetais e ervas daninhas que desenvolveram resistência a, pelo menos, um pesticida (segundo Gould, 1991).

Por outro lado, o *controle biológico conservacionista* envolve manipulações que aumentam a densidade ou a persistência de populações de inimigos naturais generalistas nativos da nova área de ocorrência da praga (Barbosa, 1998).

A *inoculação* é semelhante à introdução, mas requer a liberação periódica de um agente de controle onde ele é incapaz de persistir ao longo de todo o ano, com o propósito de controlar uma única ou poucas gerações. Uma variação da inoculação é o "acréscimo", o qual envolve a liberação de um inimigo natural nativo com a finalidade de suplementar uma população preexistente. Ele também é realizado repetidamente, em geral para impedir um período de rápido crescimento populacional da praga.

Finalmente, a *inundação* é a liberação de grandes números de um inimigo natural com o objetivo de matar aqueles indivíduos da espécie-praga existentes no momento, mas sem qualquer expectativa de fornecer um controle de longo prazo como resultado de um crescimento ou manutenção da população do agente de controle. Em analogia ao uso de produtos químicos, os agentes usados desta maneira são chamados de pesticidas biológicos.

Os insetos têm sido os principais agentes de controle biológico contra insetos-praga (contra os quais parasitóides têm sido especialmente úteis) e ervas daninhas. A Tabela 15.3 resume a amplitude na qual eles têm sido utilizados e a proporção de casos em que o estabelecimento de um agente reduziu drasticamente ou, mesmo, eliminou a necessidade de outras medidas de controle (Waage & Greathead, 1988).

Provavelmente o melhor exemplo de controle biológico "clássico" é, em si mesmo, um clássico. Seu sucesso marcou o início do controle biológico em um sentido moderno. A cochonilha-australiana (*Icerya purchasi*) foi descoberta como uma praga dos pomares de laranjeiras californianos em 1868. Em 1886, ela tinha levado a indústria da laranja próxima ao colapso. Os ecólogos iniciaram uma troca de correspondências em nível internacional para tentar descobrir sua área de origem e seus inimigos naturais, o que eventualmente levou à importação, pela Califórnia, de cerca de 12 mil indivíduos do díptero parasitóide *Cryptochaetum* sp., da Austrália, e de 500 joaninhas predadoras, *Rodolia cardinalis*, da Austrália e da Nova Zelândia. Inicialmente, os parasitóides pareceram simplesmente desaparecer, mas as joaninhas predadoras experimentaram uma explosão populacional tão violenta que todas as infestações de cochonilha-australiana da Califórnia estavam sob controle no final de 1890. Embora as joaninhas tenham geralmente recebido a maior parte, ou, até mesmo, todo o crédito, os resultados de longo prazo mostram que as joaninhas são importantes para controlar a cochonilha no interior do estado, mas que *Cryptochaetum* sp. é o principal agente de controle na região costeira (Flint & van den Bosch, 1981).

Esse exemplo ilustra uma série de importantes aspectos gerais. As espécies podem tornar-se pragas simplesmente porque, ao colonizarem uma nova área, elas escapam ao controle de seus

TABELA 15.2 História do uso de pesticidas contra as larvas aquáticas dos borrachudos, vetores da cegueira do rio na África. Após uma concentração inicial de Temefós e Chlorphoxim, aos quais os insetos desenvolveram resistência, os pesticidas foram usados em uma base rotativa para prevenir a evolução da resistência (segundo Davies, 1994)

Nome do pesticida	*Classe do químico*	*História de uso*
Temefós	Organofosforado	1975 até o presente
Chlorphoxim	Organofosforado	1980 a 90
Bacillus thuringiensis H14	Inseticida biológico	1980 até o presente
Permetrin	Piretróide	1985 até o presente
Carbosulfano	Carbamato	1985 até o presente
Pyraclofos	Organofosforado	1991 até o presente
Foxim	Organofosforado	1991 até o presente
Etofenprox	Piretróide	1994 até o presente

TABELA 15.3 Registro de insetos como agentes de controle biológico contra insetos-praga e ervas daninhas (segundo Waage & Greathead, 1988)

	Insetos-praga	*Ervas daninhas*
Espécies agentes do controle	563	126
Espécies de pragas	292	70
Países	168	55
Casos nos quais o agente se estabeleceu	1063	367
Sucessos substanciais	421	113
Sucessos como uma porcentagem dos casos de estabelecimento	40	31

inimigos naturais (a hipótese da liberação do inimigo) (Keane & Crawley, 2002). O controle biológico por importação é, portanto, a restauração do *status quo* de uma interação predador-presa específica (embora o contexto ecológico geral seja certamente diferente daquele encontrado pela espécie-praga e por seu agente de controle na sua região de origem). O controle biológico necessita das habilidades clássicas dos taxonomistas para encontrar a praga em seu hábitat nativo e, especialmente, para identificar e isolar os seus inimigos naturais. Isso é, com freqüência, uma tarefa difícil – em especial quando o inimigo natural apresenta o efeito desejado de manter a espécie-alvo sob baixa densidade populacional, e, assim, tanto a espécie-alvo quanto o seu agente de controle são raros em seu hábitat natural. Contudo, a taxa de retorno do investimento em sua procura pode ser altamente favorável. No caso da cochonilha-australiana, o controle biológico foi posteriormente transferido para outros 50 países, e a economia resultante tem sido imensa. Além disso, esse exemplo ilustra a importância do estabelecimento de vários inimigos, de preferência complementares, para controlar uma praga. Finalmente, o controle biológico clássico, como o controle natural, pode ser desestabilizado pelos pesticidas químicos. O primeiro uso do DDT nas plantações de laranjeiras da Califórnia, em 1946 a 1947, contra a "citricola" *Coccus pseudomagnoliarum* provocou um surto da então rara cochonilha-australiana quando o DDT quase eliminou as joaninhas. O uso do DDT foi interrompido.

Muitas pragas têm uma variedade de inimigos naturais que já ocorrem em sua vizinhança. Por exemplo, os afídeos-praga do trigo (como *Sitobion avenae* ou *Rhopalasiphum* spp.) são atacados por coccinelídeos e outros besouros, heterópteros, crisopídeos, larvas de sirfídeos e aranhas – todos pertencentes a um grande grupo de predadores especialistas em afídeos e generalistas que os incluem em sua dieta (Brewer & Elliott, 2004). Muitos desses inimigos naturais passam o inverno em áreas com gramíneas próximas às plantações de trigo, de onde podem dispersar e reduzir as populações de afídeos na borda das plantações. A criação de faixas com gramíneas dentro das plantações pode beneficiar essas populações naturais e a escala de seu impacto nos afídeos-praga. Esse é um exemplo de "controle biológico conservacionista" em ação (Barbosa, 1998).

A "inoculação" como mecanismo de controle biológico é amplamente utilizada no controle de artrópodes-praga em estufas, uma situação na qual as culturas são removidas juntamente com suas pragas e seus inimigos naturais ao final da estação de crescimento (van Lenteren & Woets, 1988). Duas espécies de inimigos naturais particularmente importantes usadas dessa maneira são *Phytoseiulus persimilis*, um ácaro que preda o ácaro-rajado (*Tetranychus urticae*), uma praga do pepino e de outros vegetais, e *Encarsia formosa*, uma vespa da família Chalcidae parasitóide da mosca-branca *Trialeurodes vaporariorum*, uma praga principalmente do tomate e do pepino. Até 1985, cerca de 500 milhões de indivíduos de cada espécie eram produzidos por ano na Europa Ocidental.

A "inundação" com freqüência envolve o uso de patógenos de insetos para controlar insetos-praga (Payne, 1988). O patógeno campeão de utilização e importância é a bactéria *Bacillus thuringiensis*, a qual pode ser facilmente produzida em meio artificial. Após sua ingestão pelas larvas dos insetos, os sucos gástricos destes liberam toxinas poderosas que causam a morte dos indivíduos em um período de 30 minutos a 3 dias. Existe uma gama de variedades (ou "patótipos") de *B. thuringiensis*, incluindo uma variedade que é específica ao combate a lepidópteros (muitas pragas da agricultura), outra contra dípteros, especialmente mosquitos e borrachudos (os vetores da malária e da oncocercose), e uma terceira contra besouros (muitas pragas da agricultura e de produtos armazenados). *Bacillus thuringiensis* é usado como um inseticida microbiano via inundação. Suas vantagens incluem a potente toxicidade contra insetos-alvo e ausência de toxicidade contra outras espécies (incluindo o próprio homem e a maioria dos inimigos naturais das pragas). As plantas, incluindo o algodão (*Gossypium hirsutum*), têm sido modificadas geneticamente para expressar a toxina de *B. thuringiensis* (proteína Cry1Ac inseticida). A sobrevivência da lagarta-rosada, *Pectinaphora gossypiella*, em algodão geneticamente modificado era 46 a 100% mais baixa do que em algodão não-modificado (Lui *et al.*, 2001). A ampla inserção de Bt em culturas comerciais geneticamente modificadas tem preocupado devido à crescente probabilidade de desenvolvimento de resistência a um dos inseticidas "naturais" disponíveis mais eficientes.

O controle biológico pode parecer uma abordagem ambientalmente correta ao controle de pragas, mas vários exemplos têm sido identificados em que mesmo introduções escolhidas com cuidado e aparentemente bem-sucedidas de agentes de controle biológico causam impactos sobre espécies não-alvo. Por exemplo, um gorgulho granívoro (*Rhinocyllus conicus*), introduzido na

América do Norte para controlar cardos exóticos, *Carduus* sp., ataca mais de 30% dos cardos nativos (dos quais existem mais de 90 espécies), reduzindo suas densidades (em 90% no caso do cardo "Platte" *Cirsuim canescens*) e causando impactos negativos também sobre as populações da mosca *Paracantha culta*, que se alimenta das sementes dos cardos (Louda *et al.*, 2003a). Louda e colaboradores (2003b) revisaram 10 projetos de controle biológico que incluíram a etapa incomum, porém vantajosa, de monitoramento dos efeitos sobre espécies não-alvo e concluíram que as espécies aparentadas com a espécie-alvo apresentavam a maior probabilidade de serem atacadas, e as espécies nativas raras eram particularmente suscetíveis. Suas recomendações de manejo incluíram o evitamento do uso de agentes de controle generalistas, uma expansão dos testes de especificidade de hospedeiro e a necessidade de incorporar mais informações ecológicas na avaliação de potenciais agentes de controle biológico.

15.2.6 Manejo integrado de pragas

Uma variedade de implicações de nosso entendimento da dinâmica populacional das pragas para o manejo foi apresentada nas seções anteriores. Contudo, é importante se adotar uma perspectiva mais ampla e considerar como as diferentes ferramentas à disposição dos profissionais responsáveis pelo controle de pragas podem ser desenvolvidas de maneira mais eficiente, tanto para maximizar o benefício econômico da redução da densidade das pragas quanto para minimizar as conseqüências adversas para o ambiente e a saúde. Isso é o que o manejo integrado de pragas (MIP) pretende atingir. Ele combina o controle físico (p. ex., simplesmente impedindo a chegada dos invasores, mantendo as pragas longe das culturas ou coletando-as manualmente quando aparecem), o controle cultural (p. ex., realizando a rotação de culturas em uma área para evitar que as pragas aumentem em número ao longo dos anos), o controle biológico e químico e o uso de variedades resistentes. O MIP surgiu como parte de uma reação contra o uso irracional de pesticidas químicos nas décadas de 1940 e 1950.

O MIP tem base ecológica e depende muito dos fatores naturais de mortalidade, como as intempéries e os inimigos, e visa causar a mínima perturbação possível a estes últimos. Ele visa controlar as pragas abaixo do NPE e depende do monitoramento de sua abundância e da abundância de seus inimigos naturais. Ele usa vários métodos de controle como partes complementares de um programa geral. Em especial, os pesticidas de amplo espectro, embora não sejam excluídos, são utilizados apenas muito raramente. E, nas raras ocasiões em que os pesticidas químicos são utilizados, isso é feito de maneira a minimizar os custos e as quantidades aplicadas. A essência da abordagem do MIP é fazer com que as medidas de controle sejam adequadas a cada caso, salientando que não existem dois problemas iguais, nem mesmo em plantações adjacentes. Assim, o MIP freqüentemente envolve o desenvolvimento de *softwares* especializados que podem ser utilizados pelos produtores rurais para diagnosticar problemas com pragas e sugerir ações apropriadas (Mahaman *et al.*, 2003).

A lagarta da traça-da-batata (*Phthorimaea operculella*) em geral danifica plantações na Nova Zelândia. A traça-da-batata é um invasor originário de um país subtropical temperado quente e que tem efeito mais devastador quando as condições são quentes e secas (isto é, quando as características do ambiente coincidem bastante com o seu nicho ótimo – ver Capítulo 3). Podem ocorrer até 6 a 8 gerações por ano, e diferentes gerações atacam folhas, caules e tubérculos. As lagartas ficam protegidas dos inimigos naturais (parasitóides) e dos inseticidas quando estão nos tubérculos. Por isso, o controle deve ser aplicado sobre as gerações que atacam as folhas. Segundo Herman (2000), a estratégia do MIP para a traça-da-batata envolve: (i) monitoramento (armadilhas de feromônios femininos são estabelecidas semanalmente desde o meio do verão para atrair machos e estimar a sua abundância); (ii) métodos culturais (o solo é cultivado para evitar que seque e quebre, é aplainado mais de uma vez e é mantido úmido); e (iii) uso de inseticidas, mas apenas quando absolutamente necessário (em geral, o organofosforado metamidofos). Os produtores rurais seguem a árvore de decisões mostrada na Figura 15.5.

Implícita na filosofia do MIP está a idéia de que o controle de pragas não pode ser isolado de outros aspectos da produção de alimento e que ele está especialmente ligado às técnicas de manutenção e melhoria da fertilidade do solo. Esses sistemas agrícolas sustentáveis mais amplos, incluindo sistemas agrícolas integrados nos Estados Unidos e agricultura e ambiente de baixa entrada na Europa (International Organisation for Biological Control, 1989; National Research Council, 1990), têm vantagens em termos da redução de riscos ambientais. Mesmo assim, não seria razoável sugerir que eles fossem adotados amplamente, a menos que também sejam atrativos em termos econômicos. Nesse contexto, a Figura 15.6 compara a produção de maçãs em sistemas produtivos orgânicos, convencionais e integrados no estado de Washington de 1994 a 1999 (Reganold *et al.*, 2001). O manejo orgânico exclui as entradas convencionais de pesticidas e fertilizantes sintéticos, e a agricultura integrada usa quantidades reduzidas de químicos por meio da integração das abordagens orgânica e convencional. Os três sistemas resultam em produções de maçã semelhantes, mas os sistemas orgânico e integrado apresentaram solos com qualidade superior e impactos ambientais potencialmente inferiores. Quando comparado aos sistemas convencional e integrado, o sistema orgânico produziu maçãs mais doces, maior rentabilidade e maior eficiência energética. Observe, contudo, que apesar de algumas crenças muito difundidas, a agricultura orgânica não é totalmente livre de conseqüências am-

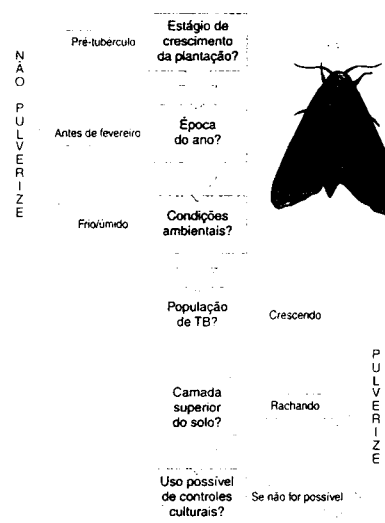
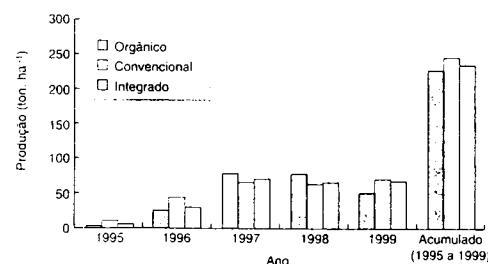



FIGURA 15.5 Quadro de decisão de fluxo para o manejo integrado de praga da traça-da-batata (TB) na Nova Zelândia. As frases nos quadrados são perguntas (p. ex., "qual é o estágio de crescimento da plantação?"), as palavras nas setas são as respostas dos fazendeiros a essas perguntas (p. ex., "antes da formação do tubérculo") e a ação recomendada é mostrada no retângulo vertical ("não pulverize a plantação"). Observe que o mês de fevereiro representa o final do verão na Nova Zelândia (segundo Herman, 2000). Fotografia © International Potato Center (CIP).

bientais adversas. Por exemplo, alguns pesticidas aprovados são tão prejudiciais quanto os pesticidas sintéticos, e a aplicação de adubo animal pode provocar níveis indesejáveis de escoamento de nitrato para os cursos d'água, à semelhança do que ocorre com os fertilizantes sintéticos (Trewavas, 2001). São necessárias pesquisas que comparem os tipos e a magnitude das conseqüências ambientais de várias abordagens utilizadas no manejo agrícola.

15.2.7 A importância do controle precoce dos invasores

Muitas pragas surgem como espécies invasoras. A melhor maneira de lidar com o problema dos invasores potenciais é entender seu potencial de imigração (ver Seção 7.4.2) e prevenir sua chegada com cuidadosos processos de biossegurança nos pontos de entrada de um país ou ao longo das rotas comerciais (Wittenberg & Cock, 2001). No entanto, existem tantos invasores potenciais que não seria realista esperar que todos seriam impedidos de entrar no país. Além disso, muitas espécies exóticas não se estabelecerão, e muitas daquelas que se estabelecerem não terão conseqüências ecológicas dramáticas. Os gestores ambientais precisam enfocar os casos realmente problemáticos. Assim, a próxima etapa na estratégia de manejo de espécies exóticas é priorizar aquelas que poderiam chegar (ou que já foram introduzidas recentemente) segundo sua probabilidade de persistência, estabelecimento de grandes populações, dispersão na nova área e potencial para causar problemas significativos. Isto não é uma tarefa fácil, mas certas características bionômicas fornecem dicas úteis (tratadas na Seção 7.3.2). Veremos no Capítulo 22 que uma avaliação do potencial para causar problemas em níveis ecológicos superiores (comunidade/ecossistema) também pode ser útil na priorização de espécies exóticas a serem tratadas com atenção especial (ver Seção 22.3.1).

A introdução de uma espécie exótica com alta probabilidade de se tornar uma espécie invasora significativa deveria justificar uma ação urgente, pois este é o estágio no qual a erradicação é tanto realizável quanto fácil de justificar economicamente. Às vezes, essas campanhas baseiam-se em conhecimento fundamental sobre a ecologia populacional. Um exemplo é a erradicação do poliqueto sabelídeo sul-africano, *Terebrasabella heterouncinata*, um parasito do abalone e de outros gastrópodes que se fixou próximo à descarga de um estabelecimento de aquacultura de abalones na Califórnia (Culver & Kuris, 2000). Sua biologia populacional era suficientemente conhecida para se saber que ele era um parasito específico de gastrópodes, que duas espécies de *Tegula* eram seus principais hospedeiros na área e que os caramujos grandes eram mais suscetíveis ao parasito. Voluntários removeram 1,6 milhão de hospedeiros de tamanho grande, reduzindo, assim, o número de hospedeiros suscetíveis abaixo da densidade necessária para a transmissão do parasito (ver Capítulo 12), o qual se extinguiu.

FIGURA 15.6 A produção de frutos em três sistemas de produção (segundo Reganold *et al.*, 2001).

No entanto, nas palavras de Simberloff (2003), respostas rápidas a invasores recentes freqüentemente "se assemelharão a um ataque estúpido, ao invés de um golpe cirúrgico". Ele observa, por exemplo, que uma corrente de erradicações bem-sucedidas de pequenas populações de ervas daninhas, como o capim-dos-pampas (*Cortaderia selloana*) e a tasneira, (*Senecio jacobaea*) de ilhas da Nova Zelândia (Timmins & Braithwaite, 2002), foram eficientes porque a ação foi tomada precocemente com o uso de métodos brutais. De maneira semelhante, a mariposa *Orygyia thyellina*, descoberta em uma região suburbana de Auckland, Nova Zelândia, foi erradicada (a um custo de US$5 milhões) por meio da pulverização com *Bacillus thuringiensis* (Clearwater, 2001). A única informação biológica disponível da população era a de que as fêmeas atraem os machos com seu feromônio, conhecimento que foi utilizado para capturar os machos e determinar as áreas que necessitavam uma nova pulverização. A erradicação de uma espécie exótica recentemente estabelecida, conhecida como invasora em outra parte do mundo, em geral não pode e não deveria aguardar novos estudos populacionais.

Uma vez estabelecida e dispersa na nova área, e considerada uma praga, uma espécie invasora é apenas outro alvo contra o qual o arsenal do profissional responsável pelo seu manejo deve ser direcionado.

15.3 Manejo de exploração

A exploração de populações pelo homem é obviamente um exemplo de interação predador-presa, e o manejo de exploração baseia-se na teoria da dinâmica predador-presa (ver Capítulos 10 e 14). Quando uma população natural é explorada por colheita direta ou por separação de outras espécies – seja no caso da remoção de baleias ou peixes do mar, da captura de animais silvestres nas savanas africanas ou da remoção de árvores de uma floresta –, é muito mais fácil dizer o que queremos evitar do que precisar o que desejamos conseguir. De um lado, queremos evitar a sobre-exploração, em que muitos indivíduos são removidos, e a população é colocada em perigo biológico ou insignificância econômica ou, talvez, ameaçada de extinção. Mas os gestores também querem evitar a subexploração, em que muito menos indivíduos são explorados do que a população pode suportar, e uma cultura de alimento, por exemplo, que apresente menor produção do que o necessário, ameaçando tanto a saúde dos potenciais consumidores e o sustento de todos os empregados na operação de colheita. Contudo, como veremos, a melhor posição a ocupar entre esses dois extremos não é fácil de ser determinada, já que ela precisa combinar motivos que não são apenas biológicos (o bem-estar da população explorada) e econômicos (o lucro resultante da operação), mas também sociais (níveis locais de emprego e a manutenção de comunidades humanas tradicionais e seus estilos de vida) (Hilborn & Walters, 1992; Milner-Gulland & Mace, 1998). Iniciamos, no entanto, com a biologia.

15.3.1 Produção máxima sustentável

O primeiro ponto a compreender sobre a teoria da exploração é que altos níveis de produção são obtidos em populações mantidas abaixo, com freqüência bem abaixo, da capacidade de suporte. Esse padrão fundamental é capturado pelo modelo populacional apresentado na Figura 15.7. Nele, o recrutamento líquido natural (ou a produtividade líquida) da população é descrito por uma curva em forma de n (ver Seção 5.4.2). A taxa de recrutamento é baixa quando existem poucos indivíduos e quando existe uma intensa competição intra-específica. Ela é zero na capacidade de suporte (K). A densidade que resulta na taxa de recrutamento líquido mais alta depende da forma da competição intra-específica. Essa densidade é $K/2$ na equação logística (ver Seção 5.9), mas é apenas um pouco menor do que K em muitos mamíferos de grande porte, por exemplo (ver Figura 5.10d). Entretanto, a taxa de recrutamento líquido sempre é máxima em uma densidade "intermediária", menor do que K.

A Figura 15.7 também ilustra três possíveis "estratégias" de exploração, embora em cada caso exista uma *taxa* de exploração fixa, isto é, um número fixo de indivíduos removidos durante um dado período – a *cota fixa*. Quando as linhas de exploração e recrutamento se cruzam, as taxas de exploração e recrutamento são iguais e opostas: o número removido por unidade de tempo pelo gestor é igual ao número recrutado por unidade de tempo pela população. Particularmente importante é a taxa de exploração h_m, a linha que cruza (ou, na verdade, apenas toca) a curva da taxa de recrutamento no seu ápice. Essa é a máxima taxa de exploração que uma população pode sustentar com seu próprio recrutamento. Ela é conhecida como a produção máxima sustentável (PMS) e, como o nome indica, é a máxima quantidade que pode ser removida da população em uma base regular e repetida (na verdade, indefinida). Ela é igual à taxa de recrutamento máxima e é obtida da população pela sua extração da densidade na qual a curva da taxa de recrutamento atinge o seu ápice.

— Taxa de recrutamento
- - - Taxa de exploração

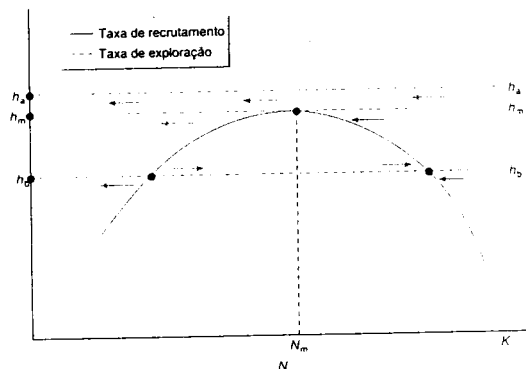



FIGURA 15.7 Cotas fixas de exploração. A figura mostra uma única curva de recrutamento e três curvas de exploração com cotas fixas: cota alta (h_a), cota média (h_m) e cota baixa (h_b). As setas na figura referem-se a mudanças esperadas na abundância sob a influência da taxa de exploração mais próxima da seta. ● = equilíbrios. Em h_a, o único "equilíbrio" é atingido quando a população é levada à extinção. Em h_b, há um equilíbrio estável em uma densidade relativamente alta e também um equilíbrio instável em uma densidade relativamente baixa. A PMS é obtida em h_m porque ela toca no pico da curva de recrutamento (a uma densidade N_m): populações maiores que N_m são reduzidas a N_m, mas populações menores do que N_m são levadas à extinção.

O conceito de PMS é central para a maior parte da teoria e da prática da exploração. Isso torna essencial o reconhecimento das seguintes falhas no conceito.

1. Ao tratar a população como um número de indivíduos semelhantes, ou como uma biomassa indiferenciada, ela ignora todos os aspectos da estrutura populacional, como as classes de tamanho ou etárias e suas diferentes taxas de crescimento, de sobrevivência e de reprodução. As alternativas que incorporam a estrutura da população são consideradas a seguir.
2. Ao ser baseada em uma única curva de recrutamento, ela trata o ambiente como invariável.
3. Na prática, pode ser impossível obter uma estimativa confiável da PMS.
4. Alcançar uma PMS não é o único, nem, necessariamente, o melhor critério pelo qual o sucesso no manejo de uma operação de exploração deveria ser julgado (p. ex., ver Seção 15.3.9).

Apesar de todas essas dificuldades, o conceito de PMS dominou, por muitos anos, o manejo de recursos na gestão pesqueira, o manejo florestal e o manejo de fauna. Antes de 1980, por exemplo, existiam 39 agências para o manejo de recursos pesqueiros marinhos, e todas elas deviam manejar com base em um objetivo de PMS segundo a convenção que a estabeleceu (Clark, 1981). Em muitas outras áreas, o conceito de PMS ainda é o princípio norteador. Além disso, ao assumir que as PMSs são desejáveis e atingíveis, um conjunto de princípios básicos da exploração pode ser explicado. Assim, vamos iniciar explorando o que pode ser aprendido das análises baseadas na PMS, para, após, olhar com mais profundidade para as estratégias de manejo de populações exploradas por meio do exame detalhado de várias falhas da PMS.

15.3.2 Modelos simples de exploração da PMS: cotas fixas

A densidade da PMS (N_m) é um equilíbrio (ganhos=perdas), mas quando a exploração é baseada na remoção de uma cota fixa, como na Figura 15.7, N_m é um equilíbrio muito frágil. Se a densidade ultrapassa a densidade da PMS, então h_m excede a taxa de recrutamento, e a população diminui em direção à N_m. Isso, por si só, é satisfatório. Mas, se por acaso a densidade for um pouco menor que N_m, h_m novamente excederá a taxa de recrutamento. Nesse caso, a densidade declinará ainda mais, e, se a cota fixada ao nível da PMS for mantida, a população declinará até ser extinta. Além disso, se a PMS for um pouco superestimada, a taxa de exploração sempre excederá a taxa de recrutamento (h_a na Figura 15.7). A extinção será, então, o seu destino, independentemente de sua densidade inicial. Em resumo, uma cota fixa ao nível da PMS poderia ser desejável e razoável em um mundo completamente previsível sobre o qual tivéssemos um conhecimento perfeito. Mas no mundo real de ambientes flutuantes e conjuntos de dados imperfeitos, essas cotas fixas são convites abertos ao desastre.

Todavia, uma estratégia de cota fixa tem sido freqüentemente empregada. Em um dia determinado do ano, a pesca (ou a estação de caça) é aberta, e a captura acumulada registrada. Após, quando a cota (estimada na PMS) é atingida, o período de pesca é encerrado pelo resto do ano. Um exemplo do uso da cota fixa é fornecido pela pesca da anchoveta (*Engraulis ringens*) (Figura 15.8). De 1960 a 1972, essa foi a espécie mais pescada no mundo e representava um dos principais setores da economia peruana. Os especialistas em gestão pesqueira aconselharam a adoção de uma PMS de cerca de 10 milhões de toneladas por ano, e as capturas foram limitadas de acordo com essa recomendação. Mas a capacidade de captura da frota pesqueira aumentou, e, em 1972, a pesca da anchoveta entrou em colapso. A sobrepesca parece ter sido, no mínimo, uma importante causa do colapso, embora seus efeitos tenham sido acumulados com a influência de profundas flutuações climáticas. Uma moratória sobre a pesca teria sido uma etapa ecologicamente sensível, mas não era politicamente executável: 20 mil pessoas dependiam dos empregos na indústria da anchova. O estoque levou mais de 20 anos para se recuperar (Figura 15.8).

15.3.3 Uma alternativa mais segura: esforço fixo de captura

O risco associado às cotas fixas pode ser reduzido se houver uma regulamentação do esforço de captura. A produção de uma exploração (H) pode ser vista, de maneira simplificada, como sendo dependente de três aspectos:

$$H = qEN. \qquad (15.1)$$

A produção, H, aumenta com o tamanho da população explorada, N; com o nível de esforço de captura, E (p. ex., o número de "traineiras-dia" em uma estação de pesca ou o número de "espingardas-dia" em relação a uma população cinegética); e com a eficiência de captura, q. Considerando que essa eficiência permanece constante, a Figura 15.9a mostra uma população explorada sujeita a três possíveis estratégias de exploração com diferentes esforços de captura. A Figura 15.9b ilustra a relação geral esperada entre o esforço e a produção média em um caso simples como este: há, aparentemente, um esforço "ótimo" resultando em uma PMS, E_m, e na qual esforços maiores ou menores que este esforço "ótimo" resultam em menores produções.

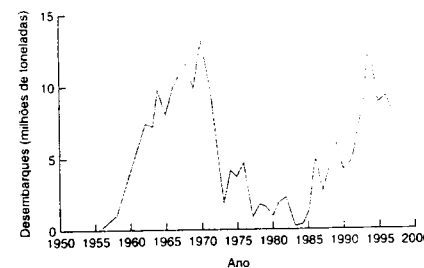



FIGURA 15.8 Desembarques de anchoveta desde 1950 (segundo Jennings *et al.*, 2001; dados da FAO, 1995, 1998).

A adoção de E_m é uma estratégia muito mais segura do que a fixação de uma cota PMS. Agora, ao contrário da Figura 15.7, se a densidade cair abaixo de N_m (Figura 15.9a), o recrutamento ultrapassa a taxa de exploração, e a população se recupera. De fato, é preciso haver uma considerável superestimativa de E_m antes que a população seja levada à extinção (E_0 na Figura 15.9a). Contudo, devido à existência de um esforço fixo, a produção varia com o tamanho populacional. Em particular, a produção será menor que a PMS sempre que o tamanho populacional cair abaixo de N_m como resultado de flutuações naturais. A reação apropriada seria reduzir um pouco o esforço ou, ao menos, mantê-lo constante enquanto a população se recupera. Porém, uma reação compreensível (embora mal-orientada) seria compensar a diminuição na produção com um aumento no esforço. Isso, contudo, poderia reduzir ainda mais o tamanho populacional (E_1 na Figura 15.9a); dessa forma, é fácil imaginar a população sendo levada à extinção à medida que aumentos graduais no esforço comprometem estoques cada vez menores.

Existem muitos exemplos de explorações que são manejadas com base em regulamentações legislativas de esforço, e isso ocorre apesar do fato de que o esforço normalmente despreza medidas e controle precisos. Por exemplo, a liberação de um determinado número de licenças de caça deixa a acurácia dos caçadores sem controle; e a regulação do tamanho e composição de uma frota pesqueira não leva em consideração o clima. No entanto, a exploração do veado-mula, da antilocapra e do alce no estado do Colorado, EUA, foi controlada por meio da liberação de um número limitado, mas variável, de licenças de caça (Pojar, 1981). No manejo do importante estoque de hipoglosso do Pacífico, o esforço foi limitado por épocas de fechamento sazonais e zonas de santuário – embora um investimento pesado em embarcações de proteção do estoque pesqueiro tenha sido necessário para garantir o respeito a essas limitações (Pitcher & Hart, 1982).

15.3.4 Outras abordagens de PMS: explorando uma proporção fixa ou permitindo um escape constante

Duas outras estratégias de manejo são baseadas na idéia de disponibilidade de uma produção excedente. Primeiro, uma proporção constante da população pode ser explorada (isso é o equivalente à determinação de uma taxa de mortalidade por caça e deveria ter o mesmo efeito da exploração com um esforço constante) (Milner-Gulland & Mace, 1998). Assim, 3 a 5% das populações de caribu e touro-almiscarado podem ser caçadas por ano nos Northwest Territories do Canadá (Gunn, 1998), uma estratégia que envolve a realização de censos pré-exploração para determinar o número de indivíduos que podem ser caçados.

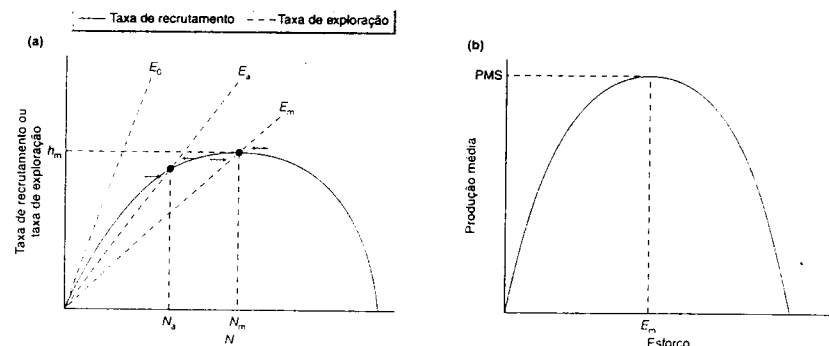



FIGURA 15.9 Esforço fixo de exploração. (a) Curvas, setas e pontos conforme descritos na Figura 15.7. A produção máxima sustentável (PMS) é obtida com um esforço de E_m, levando a um equilíbrio estável em uma densidade N_m com uma produção de h_m. Com um esforço maior (E_a), a densidade de equilíbrio e a produção são mais baixas do que com E_m, mas o equilíbrio ainda é estável. Somente com um esforço muito maior (E_0), a população é levada à extinção. (b) Relação geral entre o nível de esforço fixado e a produção média.

Uma outra estratégia deixa um número fixo de indivíduos reprodutores ao final de cada estação de caça (escape constante), uma abordagem que envolve um investimento ainda maior de monitoramento contínuo ao longo da estação de caça. O escape constante é uma opção particularmente segura, pois evita a remoção acidental de todos os indivíduos reprodutores antes do período reprodutivo. O escape constante é especialmente útil para espécies anuais, pois elas carecem do tampão representado pelos indivíduos imaturos em espécies de vida mais longa (Milner-Gulland & Mace, 1998). O governo das Ilhas Falklands (Ilhas Malvinas) usa uma estratégia de escape constante para a lula *Loligo* sp. anual. O tamanho dos estoques é determinado semanalmente a partir da meia-estação, e a pesca é encerrada quando a razão de estoques na presença e na ausência de pesca cai para 0,3 a 0,4. Após 10 anos de emprego desse regime de manejo, o estoque de lulas mostra bons sinais de sustentabilidade (Figura 15.10).

Stephens e colaboradores (2002) usaram modelos de simulação para comparar os resultados do uso de cota fixa, do esforço fixo e do limiar de exploração em uma população de marmotas alpinas (*Marmota marmota*). No último caso, a exploração só ocorreu durante os anos nos quais a população excedeu um determinado limiar e a exploração continuou até atingir esse limiar (essencialmente uma abordagem de escape constante). Esses mamíferos sociais são caçados em algumas partes da Europa, mas o modelo foi desenvolvido com uma extensa base de dados disponíveis de uma população não-caçada. Eles observaram que o limiar de exploração resultou nas produções médias mais altas juntamente com um risco de extinção aceitavelmente baixo. Contudo, a introdução de um erro, associado à realização de censos menos freqüentes (a cada triênio, em vez de anualmente), levou a uma variância maior nas produções e a uma probabilidade de extinção muito mais alta (Stephens *et al.*, 2002). Isso enfatiza a importância da realização de censos freqüentes para que as estratégias de escape constante tenham sucesso.

15.3.5 Instabilidade de populações exploradas: equilíbrios múltiplos

Mesmo com a regulamentação do esforço, a exploração próxima ao nível da PMS pode provocar um desastre. A taxa de recrutamento pode ser particularmente baixa nas menores populações (um padrão conhecido como *compensação reversa*; Figura 15.11a); por exemplo, o recrutamento de salmões jovens é baixo em baixas densidades em decorrência de uma intensa predação por peixes maiores, e o recrutamento de jovens baleias pode ser baixo em baixas densidades simplesmente devido à redução da probabilidade de encontro de machos e fêmeas, o que compromete as chances de acasalamento. No entanto, a compensação reversa é aparentemente bem rara; Myers e colaboradores (1995) a detectaram em apenas três bases de dados de estoques pesqueiros – com pelo menos 15 anos de dados disponíveis – de um total de 128 avaliadas. Por outro lado, a eficiência de exploração pode aumentar em pequenas populações (Figura 15.11b). Por exemplo, muitos clupeídeos (sardinhas, anchovas e arenques) são especialmente fáceis de capturar em baixas densidades, porque eles formam um pequeno número de grandes cardumes que seguem caminhos migratórios estereotipados, os quais podem ser interceptados por barcos pesqueiros com rede de arrasto. Seja com compensação reversa ou com uma eficiência de exploração mais alta em baixas densidades, pequenas superestimativas de E_m são capazes de levar à sobre-exploração ou mesmo à eventual extinção.

* N. de T. Porção da população que sobrevive ao processo de captura.

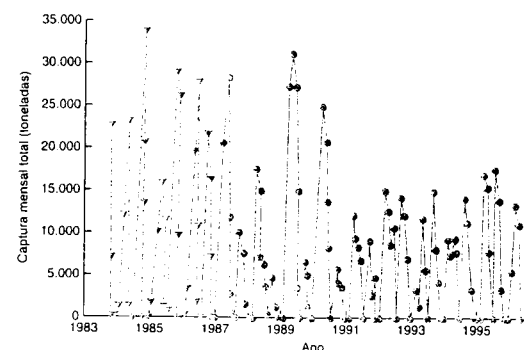



FIGURA 15.10 Capturas mensais de lulas *Loligo* sp. por embarcações licenciadas nas Ilhas Falkland, onde uma estratégia de manejo de escape constante é utilizada. Observe que existem duas estações de pesca a cada ano (fevereiro a maio e agosto a outubro). As linhas pontilhadas (1984 a 1986) representam capturas estimadas, em vez de capturas reais (segundo des Clers, 1998).

No entanto, ainda mais importante é o fato de que essas interações podem ter "equilíbrios múltiplos" cruciais (ver Seção 10.6). Observe os dois pontos em que a linha de exploração cruza a curva de recrutamento na Figura 15.11a. O ponto S é um equilíbrio estável, mas o ponto U é um "ponto de ruptura" instável. Se a população é conduzida para uma densidade um pouco abaixo da densidade da PMS, ou mesmo para um nível um pouco acima de N_u (um ponto de ruptura) ela retorna para a densidade da PMS (Figura 15.11a). Mas uma diminuição um pouco maior na densidade, até um nível levemente abaixo de N_u, talvez como um resultado de apenas um aumento muito pequeno no esforço, tornaria a taxa de exploração maior do que a taxa de recrutamento. A população estaria a caminho da extinção. Além disso, uma vez que a população esteja nessa ladeira escorregadia, será necessário muito mais do que uma pequena redução no esforço para reverter o processo. Este é o ponto crucial e prático sobre os equilíbrios múltiplos: uma mudança muito pequena de comportamento pode conduzir a uma alteração completamente desproporcional no resultado, à medida que o ponto de atração do sistema muda de um estado estável para outro. Mudanças drásticas na abundância dos estoques podem ocorrer em decorrência de pequenas alterações na estratégia de exploração ou no ambiente.

15.3.6 Instabilidade de populações exploradas: flutuações ambientais

É tentador atribuir todos os colapsos de estoques pesqueiros simplesmente à sobrepesca e à ganância humana. No entanto,

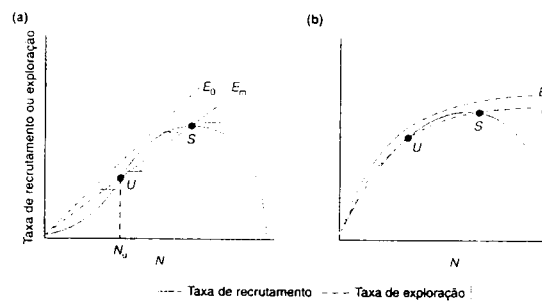



FIGURA 15.11 Equilíbrios múltiplos na exploração. (a) Quando a taxa de recrutamento é particularmente baixa em baixas densidades, o esforço de exploração que resulta na PMS (E_m) não tem apenas um equilíbrio estável (S), mas também um ponto de ruptura instável (U) a uma densidade abaixo da qual a população declina até a extinção. A população também pode ser levada à extinção por esforços de exploração (E_0) não muito superiores a E_m. (b) Quando a eficiência de exploração declina em altas densidades, comentários semelhantes àqueles em (a) são apropriados.

tal comportamento seria uma super-simplificação que não ajudaria a mudar a situação. Não há dúvida de que a pressão de pesca exerce um grande impacto sobre a habilidade das populações naturais de sustentar níveis de recrutamento que compensem taxas gerais de perda. Porém, a causa imediata de um colapso – em um determinado ano – é freqüentemente a ocorrência incomum de condições ambientais desfavoráveis. Além disso, quando este é o caso, há uma maior probabilidade de recuperação da população (uma vez que as condições retornem a um estado mais favorável) do que ocorreria se o colapso tivesse sido apenas em decorrência da sobrepesca.

Antes de seu principal colapso, de 1972 a 1973, a anchoveta (ver Figura 15.8) havia sofrido uma queda no aumento crescente de capturas em meados da década de 1960 como resultado de um "evento El Niño": a incursão de águas tropicais quentes do norte reduziu severamente a ressurgência oceânica e, assim, comprometeu a produtividade na fria corrente peruana que vem do sul (ver Seção 2.4.1). Em 1973, no entanto, devido a um aumento muito grande na intensidade de pesca, os efeitos de um evento El Niño posterior foram muito mais severos. Além disso, enquanto o estoque pesqueiro mostrava alguns sinais de recuperação, de 1973 a 1982, apesar da pressão de pesca em geral mantida constante, um outro colapso ocorreu, em 1983, associado a outro evento El Niño. Obviamente, é improvável que as conseqüências dessas perturbações naturais aos padrões comuns de fluxo das correntes seriam tão severas se a anchoveta não tivesse sido explorada ou tivesse sofrido apenas uma pressão de pesca leve. É igualmente óbvio, portanto, que a história do estoque pesqueiro da anchoveta não pode ser adequadamente compreendida apenas em relação à sua exploração, mas também deve levar em consideração os eventos naturais.

Os três estoques pesqueiros de arenque da Noruega e da Islândia também entraram em colapso no início da década de 1970, e haviam certamente sido submetidos a uma intensidade de pesca crescente antes disso. Mais uma vez, contudo, uma anomalia oceânica estava envolvida (Beverton, 1993). No meio da década de 1960, uma massa de água fria e com baixa salinidade da Bacia do Ártico se formou no norte da Islândia. Ela se deslocou para o sul até que ficou presa no Gulf Stream vários anos mais tarde e, então, deslocou-se para o norte novamente – embora usando uma rota bem ao leste do caminho percorrido até o sul. Ela, eventualmente, desapareceu na Noruega, em 1982 (Figura 15.12a). Os dados referentes ao número de "recrutas por fêmea madura", essencialmente a taxa de nascimento, estão ilustrados na Figura 15.12b para a estação reprodutiva da primavera norueguesa e para a estação reprodutiva de primavera e verão da Islândia, entre 1947 e 1990, em relação à diferença entre o valor anual e a média geral. As diferenças anuais de temperatura no mar norueguês também estão ilustradas, refletindo a passagem da massa de água fria anômala em direção ao sul e, posteriormente, em direção ao norte. Houve uma boa correspondência entre a água fria e o baixo recrutamento em ambos os estoques (Islândia e Noruega) no final da década de 1960 e, novamente, no estoque norueguês em 1979 a 1981, época na qual o estoque da Islândia já estava extinto (fêmeas maduras de primavera) ou se encontrava muito para oeste. Parece provável que a água fria anormal tenha levado a um recrutamento baixo e incomum, o qual desempenhou um papel muito importante nos colapsos ocorridos por cada um desses estoques.

No entanto, isso não pode ser responsabilizado por todos os detalhes apresentados na Figura 15.12b – em especial pela sucessão de anos com baixo recrutamento nos estoques noruegueses na década de 1980. Para isso, é necessária uma explicação mais complexa, a qual provavelmente envolve outras espécies de peixes e, talvez, estados estáveis alternativos (Beverton, 1993). Todavia, ainda é óbvio que os perigos da sobrepesca não devem ser negados, mas eles não devem ser vistos no contexto das variações naturais marcantes e freqüentemente imprevisíveis. Dados os prováveis efeitos das condições ambientais sobre as taxas vitais de populações exploradas, confiar em modelos com taxas vitais constantes é ainda mais arriscado. Engen e colaboradores (1997) argumentam que as melhores estratégias de exploração para tais populações altamente variáveis envolvem o escape constante (ver Seção 15.3.4).

15.3.7 Reconhecendo a estrutura em populações exploradas: modelos de estoque dinâmico

Os modelos simples de exploração que foram descritos até agora são conhecidos como modelos de "produção excedente". Eles são úteis como um meio de estabelecer alguns princípios básicos (como a PMS) e são bons para investigar as possíveis conseqüências de diferentes tipos de estratégias de exploração. Mas eles ignoram a estrutura populacional, e isso é uma falha grave por duas razões. A primeira é que o "recrutamento" é, na prática, um processo complexo que incorpora a sobrevivência e a fecundidade dos adultos, a sobrevivência e o crescimento dos jovens, etc., os quais podem responder de formas diferentes às mudanças na densidade e na estratégia de exploração. A segunda razão é que a maioria das práticas de exploração está interessada principalmente em apenas uma porção da população explorada (p. ex., árvores ou peixes maduros que são grandes o suficiente para serem vendidos). A abordagem que tenta levar em consideração essas complicações envolve a construção dos chamados modelos de "estoque dinâmico".

A estrutura geral de um modelo de estoque dinâmico é ilustrada na Figura 15.13. Os submodelos (taxa de recrutamento, taxa de crescimento, taxa de mortalidade natural e taxa de pesca do estoque explorado) são combinados para determinar a biomassa explorável do estoque e para entender como o procedimento afeta a produção de uma comunidade pesqueira.

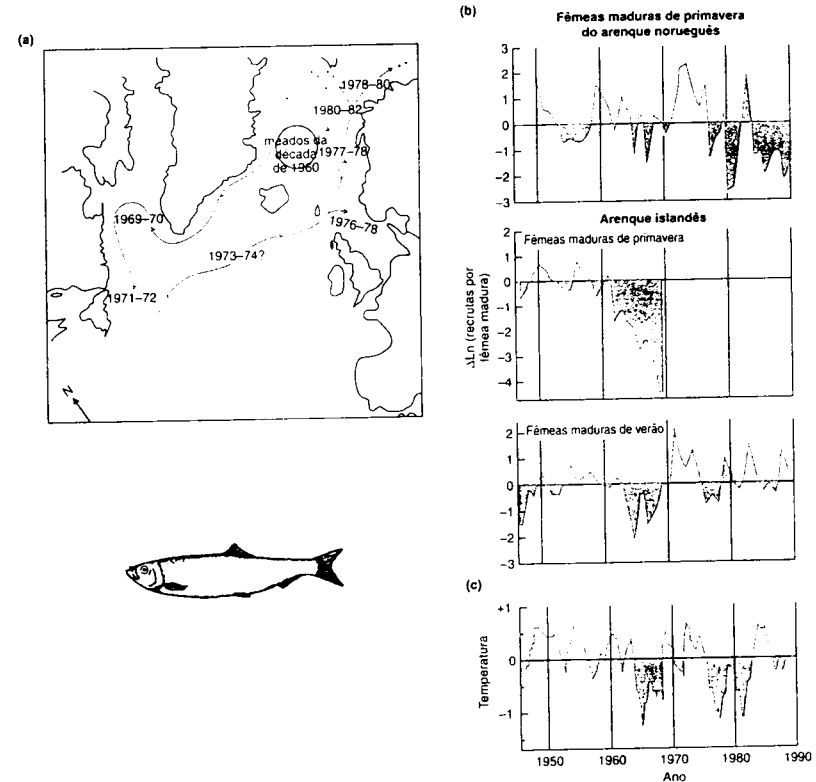



FIGURA 15.12 (a) Caminho percorrido por uma grande massa de água fria e com baixa salinidade nas décadas de 1960 e 1970, mostrando sua presença no Mar Norueguês em meados da década de 1960 e no período de 1977-1982. (b) Diferenças anuais entre as médias gerais e o logaritmo de recrutas por fêmea madura em três estoques de arenque no Mar Norueguês, e (c) a temperatura no Mar Norueguês. O estoque de fêmeas reprodutoras de primavera da Islândia nunca se recuperou do colapso do início da década de 1970, o qual foi precedido por um baixo recrutamento na década de 1960 (Segundo Beverton, 1993).

Diferentemente dos modelos de produção excedente, essa produção de biomassa não depende apenas do número de indivíduos capturados, mas também de seu tamanho (crescimento passado). A quantidade de biomassa explorável (isto é, que pode ser capturada) não depende apenas do "recrutamento líquido", mas também de uma combinação explícita de mortalidade natural, mortalidade decorrente da exploração, crescimento individual e recrutamento nas classes etárias de interesse para a captura.

Existem muitas variantes do tema geral (p. ex., os submodelos podem ser tratados separadamente em cada classe etária e podem incorporar tanta informação quanto estiver disponível ou for necessária). Contudo, em todos os casos, a abordagem básica é a mesma. As informações disponíveis (tanto teóricas quanto empíricas) são incorporadas de maneira a refletirem a dinâmica da estrutura populacional. Isso, então, permite estimar a produção e a resposta da população a diferentes estratégias de exploração, o que deveria permitir a formulação de uma recomendação ao responsável pela gestão pesqueira. O ponto crucial é que no caso da abordagem do estoque dinâmico, uma estratégia de exploração pode incluir, além da intensidade de exploração, uma decisão de como o esforço deveria ser dividido entre as diversas classes etárias.

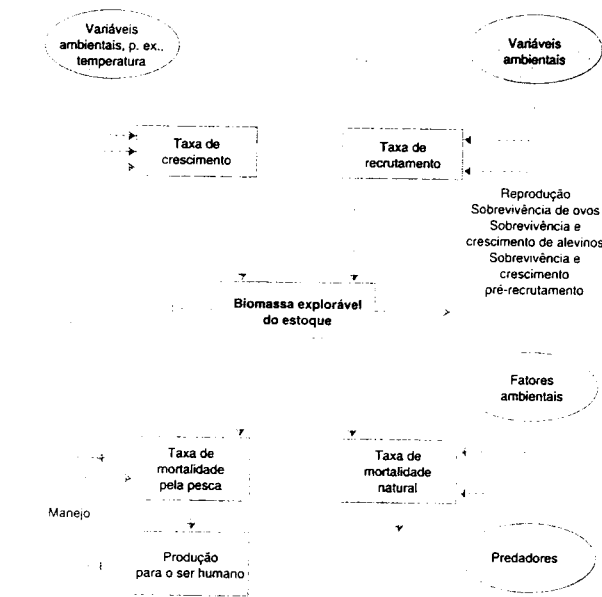



FIGURA 15.13 A abordagem de estoque dinâmico aplicado a exploração e gestão pesqueiras é ilustrada como um diagrama de fluxo. Existem quatro "submodelos" principais: a taxa de crescimento de indivíduos e a taxa de recrutamento na população (as quais são adicionadas à biomassa que pode ser explorada), e a taxa de mortalidade natural e a taxa de mortalidade em decorrência da pesca (as quais esgotam a biomassa explorável). As linhas contínuas e setas referem-se a mudanças na biomassa sob a influência desses submodelos. As linhas pontilhadas e setas referem-se às influências de cada submodelo sobre o outro, do nível de biomassa sobre um submodelo ou de fatores ambientais sobre um submodelo. Cada submodelo pode ser dividido em sistemas mais complexos e reais. A produção para o ser humano é estimada sob vários regimes caracterizados por certos valores inseridos nos submodelos. Esses valores podem ser produzidos teoricamente (em cujo caso eles representam "suposições") ou a partir de dados de campo (segundo Pitcher & Hart, 1982).

Um exemplo clássico de um modelo de estoque dinâmico em ação diz respeito ao estoque de bacalhau ártico-norueguês, o estoque mais setentrional do Atlântico (Garrod & Jones, 1974). A estrutura etária do final da década de 1960 foi utilizada para prever os efeitos de médio prazo de diferentes intensidades de pesca e diferentes tamanhos de malha das redes sobre a produção. Alguns dos resultados são mostrados na Figura 15.14. O pico temporário observado após cerca de cinco anos é um resultado do desenvolvimento da classe anual de 1969, que foi muito grande. Em geral, contudo, é claro que os melhores prospectos de longo prazo foram previstos por uma baixa intensidade de pesca e um grande tamanho de malha. Ambos dão maior oportunidade aos peixes para crescer (e reproduzir) antes de serem capturados, o que é importante, pois a produção é medida em biomassa, não apenas em números. Intensidades de pesca mais pesadas e malhas de 130 mm levariam à sobre-exploração do estoque.

Infelizmente, as recomendações de Garrod & Jones foram ignoradas pelas pessoas que possuíam o poder para determinar as estratégias de exploração. O tamanho da malha não foi aumentado até 1979, quando foi determinado um aumento de apenas 120 para 125 mm. A intensidade de pesca nunca caiu abaixo de 45%, e capturas de 900 mil toneladas foram realizadas no final da década de 1970. Talvez não tenha sido surpresa quando levantamentos realizados no final de 1980 mostraram que esses estoques de bacalhau, assim como outros estoques do Atlântico Norte, estavam seriamente esgotados, como resultado da sobrepesca. O bacalhau do Mar do Norte atinge a maturidade sexual por volta dos quatro anos de idade, mas a espécie foi tão explorada que alguns indivíduos com um ano de idade têm sido capturados, e quase todos os indivíduos com dois anos de idade são explorados atualmente, o que deixa apenas 4% dos indivíduos de um ano para sobreviver até os quatro anos (Cook *et al.*, 1997).

As *rattans* (palmeiras espinhosas trepadeiras cujo caule é usado para tecelagem e confecção de móveis no sudeste da Ásia) estão ameaçadas com a sobre-exploração de maneira semelhante, pois as pessoas que as exploram cortam caules muito jovens e reduzem sua capacidade de rebrotar (MacKinnon, 1998).

15.3.8 Objetivos para o manejo de recursos exploráveis

Se tratarmos o exemplo de Garrod & Jones como típico, poderíamos, então, concluir que os biólogos propõem – mas os gestores dispõem. Este é, portanto, um ponto apropriado para

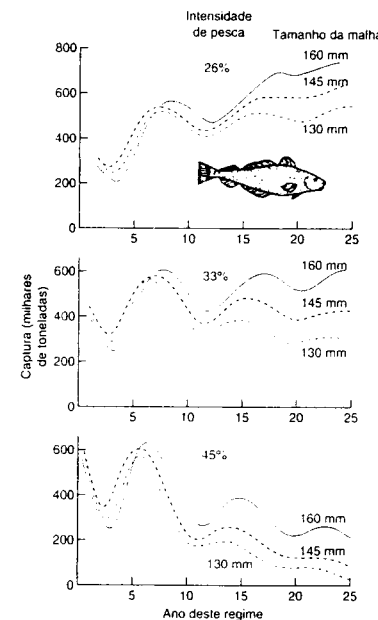



FIGURA 15.14 As predições de Garrod & Jones (1974) para o estoque de bacalhau do Ártico sob três intensidades de pesca e com três diferentes tamanhos de malha (segundo Pitcher & Hart, 1982).

reconsiderar não apenas os objetivos dos programas de exploração, mas também os critérios pelos quais o manejo bem-sucedido deveria ser julgado e o papel dos ecólogos no manejo em geral. Como Hilborn & Walters (1992) salientaram, existem três atitudes alternativas que os ecólogos podem adotar – todas têm sido populares, mas apenas uma é sábia. Na verdade, essas são considerações cada vez mais importantes que se aplicam não somente à gestão pesqueira, mas também a qualquer entrada dos ecólogos na arena pública.

A primeira atitude envolve a afirmação de que as interações ecológicas são muito complexas e que nosso entendimento e nossos dados são insuficientes para que façamos qualquer tipo de pronunciamento (por medo de estarmos errados). O problema com essa atitude é que, se os ecólogos escolherem permanecer em silêncio devido a uma alta sensibilidade frente às dificuldades, sempre haverá algum outro profissional, provavelmente menos qualificado e com menor conhecimento, pronto para fornecer respostas diretas, para não dizer volúveis, para perguntas provavelmente impróprias.

A segunda possibilidade é que os ecólogos se concentrem exclusivamente na ecologia e cheguem a uma recomendação desenvolvida para satisfazer unicamente os critérios ecológicos. Qualquer modificação dessa recomendação por gestores ou políticos seria, então, atribuída à ignorância, desumanidade, corrupção política ou algum outro pecado ou defeito humano. O problema com essa atitude é que é irreal ignorar os fatores sociais e econômicos em qualquer atividade humana.

A terceira alternativa, então, envolve os ecólogos realizando avaliações ecológicas tão acuradas e realistas quanto possível, mas assumindo que elas serão incorporadas em uma gama mais ampla de fatores para a tomada de decisões de gestão ambiental. Além disso, essas avaliações já deveriam levar em consideração o fato de que as interações ecológicas que elas analisam incluem o homem como uma das espécies interagentes, e que o homem é afetado por forças sociais e econômicas. Finalmente, considerando-se que os critérios ecológicos, econômicos e sociais devem ser alinhados, a escolha de uma única e "melhor" opção provavelmente será vista por alguns atores envolvidos na decisão como uma opinião baseada no conjunto específico de valores do proponente. Como conseqüência, na prática, uma única recomendação é muito menos útil nesse diálogo do que a elaboração de uma série estratificada de possíveis planos de ação com suas conseqüências associadas.

No contexto atual, portanto, desenvolvemos esta terceira alternativa em primeiro lugar ao olhar para além da PMS e incluir critérios que incorporam o risco, as conseqüências econômicas e sociais e etc. (Hilborn & Waters, 1992). Então, brevemente, examinamos a maneira pela qual os parâmetros e variáveis cruciais são estimados nas populações naturais, já que ao determinar a qualidade da informação disponível, estes determinam o grau de confiança com a qual as recomendações podem ser feitas.

15.3.9 Fatores econômicos e sociais

Talvez o problema mais óbvio de uma abordagem unicamente ecológica seja sua falha em reconhecer que a exploração de um recurso natural é normalmente um empreendimento comercial, no qual o valor do produto deve ser comparado aos custos de sua obtenção. Mesmo que nos distanciemos de qualquer preocupação com o "lucro", não faz sentido se esforçar para obter as últimas poucas toneladas de uma PMS se o dinheiro gasto nesta atividade poderia ser investido de maneira muito mais eficiente em outras maneiras de produção de alimento. A idéia básica está ilustrada na Figura 15.15. Não procuramos maximizar a produção total, mas o valor líquido – a diferença entre o valor bruto do produto e a soma dos custos fixos (pagamento de juros para navios ou fábricas, seguros, etc.) e dos custos variáveis, os quais aumentam com o esforço de exploração

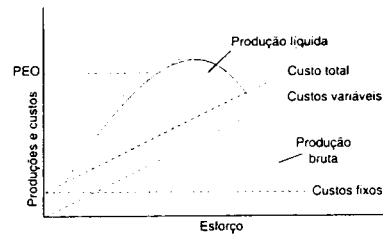



FIGURA 15.15 A produção economicamente ótima (PEO), aquela que maximiza o "lucro", é obtida à esquerda do pico da curva produção-contra-esforço, em que a diferença entre a produção bruta e o custo total (custos fixos mais custos variáveis) é maior. Neste ponto, as linhas de produção bruta e custo total possuem a mesma inclinação (segundo Hilborn & Walters, 1992).

(combustível, gastos com a tripulação, etc.). Isso sugere, de imediato, que a produção economicamente ótima (PEO) é menor que a PMS e é obtida por meio de um esforço ou uma cota menor. No entanto, a diferença entre a PEO e a PMS é mínima em empreendimentos nos quais a maioria dos custos é fixa (a linha de "custo total" é praticamente plana). Este é o caso especialmente das operações com alto investimento e altamente tecnológicas, como a pesca em grande profundidade, a qual é, conseqüentemente, mais propensa à sobrepesca mesmo quando o manejo visa o ótimo econômico.

Uma segunda consideração econômica importante diz respeito ao "desconto". Isso se refere ao fato de que, em termos econômicos, um pássaro na mão agora (ou um peixe na rede) vale mais do que um pássaro ou peixe semelhante algum tempo no futuro. A razão é basicamente que o valor da captura atual pode ser colocado no banco e render juros, fazendo com que o seu valor total aumente. De fato, uma taxa de desconto comumente utilizada para os recursos naturais é 10% ao ano (90 peixes no presente têm o mesmo valor que 100 peixes daqui a um ano), apesar da diferença entre as taxas de juros nos bancos e a taxa de inflação ser normalmente de 2 a 5% (dados referentes aos Estados Unidos). A justificativa dos economistas para tal fato é o desejo de incorporar o "risco". Um peixe pescado agora já foi capturado: um outro que ainda esteja na água poderá ou não ser pescado – um pássaro na mão realmente vale dois no mato.

Por outro lado, o peixe pescado está morto, e o peixe que está na água pode crescer e reproduzir (embora ele também possa morrer). Portanto, na realidade, cada peixe não-capturado valerá mais do que "um peixe" no futuro. Em particular, se o estoque deixado na água crescer mais rápido do que a taxa de desconto, como normalmente é o caso, então um peixe "depositado" no banco não é um investimento tão rentável quanto um peixe deixado no depósito marinho. No entanto, mesmo em casos como este, o desconto fornece um argumento econômico para se fazer capturas maiores de um estoque do que seria desejável.

Além disso, naqueles casos em que o estoque é menos produtivo do que a taxa de desconto – por exemplo, muitas baleias e um número de peixes de vida longa –, parece fazer sentido, em termos puramente econômicos, não apenas sobrepescar o estoque, mas, também, capturar todos os peixes ("liquidar o estoque"). As razões para não se fazer isso são parcialmente éticas – ecologicamente, isso por certo seria uma falta de visão e uma maneira arrogante de se tratar das bocas famintas a serem alimentadas no futuro. Mas também existem razões práticas: empregos devem ser criados ou encontrados para aquelas pessoas que antes eram empregadas pela indústria pesqueira (ou suas famílias deverão ser auxiliadas), fontes alternativas de alimento devem ser encontradas, e assim por diante. Em primeiro lugar, isso enfatiza a necessidade do surgimento de uma "nova economia", que dê valor não apenas às coisas que podem ser compradas e vendidas – como peixes ou barcos –, mas que também valorize entidades mais abstratas, como a sobrevivência de baleias ou outras "espécies-bandeira" (Hughey *et al.*, 2002). Isso também salienta o perigo de uma perspectiva econômica com visão muito estreita. Em uma esfera mais abrangente, a rentabilidade de um estoque não pode ser isolada das implicações de seu manejo.

Os fatores "sociais" entram de duas maneiras diferentes nos planos de manejo dos recursos naturais. Primeiro, políticas deveriam determinar, por exemplo, que uma grande frota de pequenos e ineficientes barcos individuais seja mantida em uma área onde não existem outras fontes de emprego. Além disso, e ainda mais importante, é necessário que os planos de manejo levem completamente em consideração o modo como os pescadores e gestores se comportarão e responderão frente a mudanças, em vez de assumir que eles simplesmente se ajustarão às necessidades para alcançar os ótimos ecológico ou econômico. A exploração envolve uma interação predador-presa: não faz sentido basear os planos na dinâmica da presa apenas, enquanto simplesmente se ignora a dinâmica do predador (nós!).

A idéia do explorador como predador é reforçada na Figura 15.16, a qual mostra uma clássica espiral predador-presa anti-horária (ver Capítulo 10) para a caça da foca do Pacífico Norte nos últimos anos do século XIX. A figura ilustra uma resposta numérica do predador – embarcações extras entram na frota quando o estoque é abundante, mas a deixam quando ele está baixo. Mas a figura também ilustra a inevitável latência (intervalo de tempo) dessa resposta. Assim, independentemente do que um modelador ou um gestor possa propor, é muito improvável que se alcance uma sincronização perfeita, em um equilíbrio, entre o tamanho do estoque e o esforço. Além disso, enquanto os caçadores de foca da figura deixaram o estoque na mesma velocidade com que entraram nele, de maneira

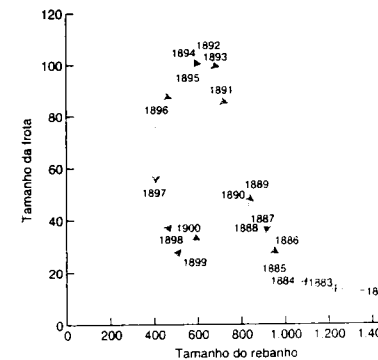
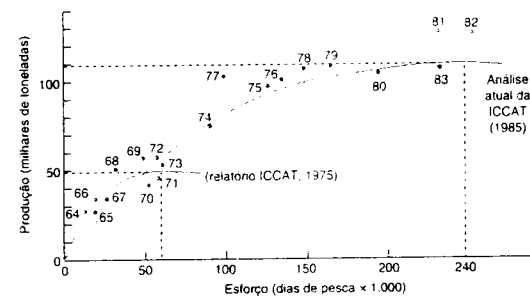



FIGURA 15.16 O tamanho da frota que caçava a foca no Pacífico Norte (predadores) respondeu ao tamanho do rebanho de focas (presas) entre 1882 e 1900 exibindo uma espiral predador-presa anti-horária (segundo Hilborn & Walters, 1992; dados de Wilen, 1976, observações não-publicadas).

alguma isto é uma regra geral. Os caçadores de foca mudaram para a pesca de hipoglosso, mas tais mudanças freqüentemente não são fáceis de serem realizadas, em especial quando há um grande investimento em equipamento apropriado ou quando a atividade envolve antigas tradições. Nas palavras de Hilborn & Walters (1992): "Princípio: a coisa mais difícil de ser feita na gestão pesqueira é reduzir a pressão de pesca".

A substituição é um aspecto do comportamento predatório do explorador – sua resposta funcional (ver Capítulo 10). Os exploradores em geral também "aprenderão" quando há uma tendência inevitável em favor da melhoria tecnológica. Mesmo sem isto, os exploradores normalmente aumentarão sua eficiência à medida que aprendem mais sobre o seu estoque – apesar dos pressupostos dos modelos simples de esforço fixo.

15.3.10 Estimativas derivadas de dados empíricos: o manejo na prática

O papel do ecólogo no manejo de um recurso natural está na *avaliação do estoque*: fazer previsões quantitativas sobre a resposta da população biológica frente a escolhas alternativas de manejo e abordar questões relacionadas à possibilidade de dada intensidade de pesca levar ao declínio no tamanho do estoque, ao tamanho da malha e à recuperação da taxa de recrutamento do estoque etc. No passado, freqüentemente se assumia que isso poderia ser feito apenas com um monitoramento cuidadoso. Por exemplo, à medida que o esforço e a produção aumentam em um estoque crescente, ambos são monitorados, e a relação entre os dois é plotada até que pareça que o ápice de uma curva como aquela apresentada na Figura 15.7 seja alcançado ou ultrapassado, o que identifica a PMS. Essa abordagem, contudo, é muito falha, como pode ser visto na Figura 15.17. Em 1975, a Comissão Internacional para a Conservação do Atum do Atlântico (ICCAT, em inglês) usou os dados disponíveis (1964 a 1973) para plotar a relação produção-esforço para o atum-de-barbatana-amarela (*Thunnus albacares*) do Atlântico ocidental. A comissão acreditava que havia atingido o ápice da curva: uma produção sustentável de cerca de 50 mil toneladas ($5,1 \times 10^7$ kg) e um esforço ótimo de cerca de 60 mil dias de pesca. Entretanto, a ICCAT foi incapaz de impedir um aumento no esforço (e produção) e logo ficou claro que o ápice da curva não havia sido atingido. Uma reanálise com o uso dos dados até 1983 sugeriu uma produção sustentável de aproximadamente 110 mil toneladas ($1,1 \times 10^8$ kg) e um esforço de 240 mil dias de pesca.

Isso ilustra o que Hilborn & Walters (1992) descrevem como outro princípio: "Você não pode determinar a produção potencial de um estoque pesqueiro sem sobre-explorá-lo". Ao menos parte da razão disso é a tendência, já observada, da variabilidade na produção aumentar à medida que nos aproximamos da PMS. Além disso, se também lembrarmos da dificuldade já mencionada de se reduzir a pressão de pesca, fica claro que, na prática, os

FIGURA 15.17 Relações estimadas entre produção e esforço para o atum-de-barbatana-amarela (*Thunnus albacares*) do Atlântico ocidental, com base nos dados de 1964 a 1973 (ICCAT, 1975) e 1964 a 1983 (ICCAT, 1985) (segundo Hunter *et al.*, 1986; Hilborn & Walters, 1992).

gestores provavelmente terão de enfrentar uma combinação de desafios que envolvem dificuldades de estimativa, relações ecológicas (neste caso, entre produção e previsibilidade) e fatores socioeconômicos (aqui relacionados à regulação e redução do esforço). Temos avançado bastante em relação aos modelos simples de esforço fixo mencionados na Seção 15.3.3.

As dificuldades práticas de estimativa dos parâmetros também estão ilustradas na Figura 15.18, a qual mostra a série temporal de captura total, esforço de pesca e captura por unidade de esforço (CPUE) entre 1969 e 1982 para o atum-de-barbatanas-amarelas em todo o Oceano Atlântico. À medida que o esforço aumentou, a CPUE diminuiu, provavelmente como reflexo da diminuição do estoque pesqueiro. Por outro lado, a pesca continuou a crescer ao longo desse período, sugerindo que talvez o estoque ainda não estivesse sendo sobrepescado (isto é, a PMS ainda não havia sido atingida). Esses dados aparecem provavelmente da forma disponível mais comum – a chamada série temporal de "mão única". Mas eles podem sugerir uma PMS e o esforço necessário para atingi-la? Certamente, existem métodos para realizar os cálculos necessários, mas esses métodos precisam assumir pressupostos acerca da dinâmica básica da população.

O pressuposto mais usado freqüentemente descreve a dinâmica da biomassa do estoque, B, como:

$$\frac{dB}{dt} = rB\left(1 - \frac{B}{K}\right) - H \qquad (15.2.)$$

(Schaefer, 1954), a qual é simplesmente a equação logística do Capítulo 5 (taxa intrínseca de crescimento, r, capacidade de suporte, K) com a incorporação de uma taxa de exploração. A última pode ser calculada, seguindo a Equação 15.1 (ver Seção 15.3.3), por $H=qEB$, em que q é a eficiência de exploração, e E, o esforço de exploração. Por definição:

$$CPUE=H/E=qB \qquad (15.3)$$

Conseqüentemente:

$$B=CPUE/q \qquad (15.4)$$

e a Equação 15.2 pode ser reescrita em relação à CPUE com H ou E como variáveis e com r, q e K como parâmetros. Para este modelo, a PMS é dada por $rK/4$, e o esforço necessário para atingi-la, por $r/2q$.

Existem inúmeros métodos para se obter estimativas desses parâmetros a partir de dados de campo; talvez o melhor deles seja o ajuste de curvas a séries temporais (Hilborn & Walters, 1992). No entanto, quando a série temporal é de mão única, como vimos que ela é freqüentemente, não há um único conjunto "melhor" de valores dos parâmetros. A Tabela 15.4, por exemplo, mostra os parâmetros para três curvas separadas ajustadas aos dados da Figura 15.18, que fornecem ajustes igualmente bons (a mesma soma de quadrados), mas com valores dos parâmetros muito diferentes. De fato, existe um grande número de explicações alternativas igualmente boas para os dados da Figura 15.18. Em algumas delas, por exemplo, a população tem uma baixa capacidade de suporte, mas uma alta taxa intrínseca de crescimento e é explorada eficientemente, e, em outras, ela tem uma alta capacidade de suporte, uma baixa taxa de crescimento e é explorada com menos eficiência. No primeiro caso, a PMS provavelmente já foi atingida em 1980; no segundo, as capturas provavelmente poderiam ser dobradas com impunidade. Além disso, em cada um desses casos, assume-se que a população se comporta em conformidade com a Equação 15.2, a qual pode não ter nada a ver com o assunto.

É óbvio, portanto, mesmo a partir dessa seleção limitada de exemplos, que existem grandes limitações em relação à avaliação e aos planos de manejo dos estoques, as quais são impostas por dados inadequados e pela maneira como eles são analisados. Isso não significa, no entanto, um sentimento de desesperança. Decisões de manejo devem ser tomadas, e a melhor avaliação possível dos estoques deve formar a base – embora não a única base – para essas decisões. É lamentável que não tenhamos um melhor conhecimento, mas o problema seria maior se fizéssemos de conta que sabemos mais. Além disso, análises ecológicas, econômicas e do comportamento humano são importantes – como o são todas as análises – para identificar o que *não* sabemos, tendo em vista que, munidos desse conhecimento, podemos fazer um planejamento para obter as informações mais úteis de que necessitamos. Esta abordagem tem sido chamada de "manejo adaptativo", pois, mediante uma estratégia "ativamente adaptativa", ela procura determinar uma orientação que ofereça algum balanço entre a aquisição de informação (experimentação direcionada), por um lado, e cautela em relação às perdas na produção de curto prazo e devido à sobrepesca de longo prazo, por outro (Hilborn & Walters, 1992). Na verdade, há um forte argumento que diz que as imperfeições dos dados e da teoria aumentam profundamente a necessidade de ecólogos: quem mais pode levar em consideração as incertezas e interpretá-las produzindo recomendações adequadas?

FIGURA 15.18 Alterações na captura total, no esforço de pesca e na captura por unidade de esforço (CPUE), entre 1969 e 1982, para o atum-de-barbatanas-amarelas, *Thunnus albacares*, no Oceano Atlântico. A figura também mostra três curvas separadas ajustadas à série temporal da CPUE pelos métodos descritos no texto, cujos parâmetros são apresentados na Tabela 15.4 (segundo Hilborn & Walters, 1992).

TABELA 15.4 Estimativas de parâmetros em três ajustes da série temporal de captura por unidade de esforço (CPUE) para o atum-de-barbatanas-amarelas mostrada na Figura 15.18. r é a taxa intrínseca de crescimento, K é a capacidade de suporte (abundância de equilíbrio na ausência de exploração) e q é a eficiência da exploração. O esforço é medido em dias de pesca; os valores de K e da produção máxima sustentável (PMS) estão expressos em toneladas (segundo Hillborn & Walters, 1992)

Número de ajuste	*r*	*K (× 1.000)*	*q (× 10⁻⁷)*	*PMS (× 1.000)*	*Esforço na PMS (× 1.000)*	*Soma dos quadrados*
1	0,18	2.103	9,8	98	92	3,8
2	0,15	4.000	4,5	148	167	3,8
3	0,13	8.000	2,1	261	310	3.8

Contudo, é preciso reconhecer de forma realista que o manejo da maioria dos estoques pesqueiros marinhos para obter produções ótimas dificilmente será atingido. Em geral, existem muito poucos pesquisadores para realizar as pesquisas, e, em muitas partes do mundo, nenhum pesquisador. Nessas situações, uma abordagem precavida na gestão pesqueira poderia envolver a proteção de uma proporção das comunidades costeiras ou de recifes de corais em unidades de conservação marinhas (Hall, 1998). O termo *manejo sem dados* tem sido aplicado a situações em que os habitantes das vilas seguem prescrições simples para aumentar a probabilidade da sustentabilidade. Por exemplo, os moradores da Ilha Vanuatu, no Pacífico, aprenderam alguns princípios de manejo simples para a exploração do molusco gastrópode *Tectus niloticus* (os estoques deveriam ser explorados a cada três anos e ficar livres de exploração nos anos intermediários), com resultados aparentemente bem-sucedidos (Johannes, 1998).

15.4 A perspectiva metapopulacional no manejo

Um tema reincidente nos capítulos anteriores foi a fragmentação espacial na qual as interações populacionais freqüentemente ocorrem. Os gestores ambientais precisam entender as implicações dessa estrutura heterogênea da paisagem para tomar suas decisões. Várias abordagens estão disponíveis para melhorar o nosso entendimento das populações em paisagens complexas, duas das quais consideraremos nas próximas seções. Em primeiro lugar, paisagens com diferentes graus de perda de hábitats e fragmentação podem ser criadas artificialmente em escalas apropriadas para as populações que pretendemos estudar, e seu comportamento pode ser avaliado por meio de experimentos controlados cuidadosamente (ver Seção 15.4.1 – no contexto do controle biológico de pragas). Segundo, modelos determinísticos simples podem auxiliar na identificação dos fatores que precisam ser levados em consideração no manejo de populações em um hábitat distribuído em parcelas (ver Seção 15.4.2 – no contexto da criação de áreas protegidas para a gestão pesqueira). Também vimos (ver Seção 7.5.6 – no contexto de uma reserva fragmentada para proteger uma espécie ameaçada) como modelos de simulação estocástica podem ser usados para comparar cenários de manejo onde existem subpopulações em uma metapopulação.

15.4.1 Controle biológico em uma paisagem fragmentada

Sabemos que a heterogeneidade espacial pode estabilizar as interações predador-presa (p. ex., Capítulo 10). No entanto, a dinâmica das pragas e de seus agentes de controle biológico pode ficar desestabilizada, produzindo surtos das pragas, se a alteração do hábitat ocorrer em uma escala que interfira no comportamento de forrageio do agente de controle (Kareiva, 1990).

With e colaboradores (2002) criaram réplicas de paisagens (parcelas) de trevo-vermelho (*Trifolium pratense*) com 16 × 16 m que diferiam em relação à abundância do trevo (10, 20, 40, 50, 60 e 80% *T. pratense*). Seu objetivo era avaliar se limiares na estrutura da paisagem aceleravam limiares semelhantes na distribuição de um afídeo-praga (*Acyrthosiphon pisum*) e descobrir como a estrutura da paisagem afeta o comportamento de forrageio de duas espécies de joaninhas predadoras de afídeos, uma agente de controle biológico introduzida, *Harmonia axyridis*, e uma espécie nativa, *Coleomegilla maculata*. A colonização pelos

afídeos e pelas joaninhas ocorreu por imigração natural entre as parcelas.

A lacunaridade é um índice de agregação derivado da geometria de fractal que quantifica a variabilidade na distribuição dos tamanhos dos vazios (distâncias entre as parcelas de trevo na paisagem). A distribuição do trevo nas paisagens experimentais mostrou um limiar em 20% de hábitat, indicando que os vazios ficam maiores e mais variáveis abaixo deste nível (Figura 15.19a). Esse limiar foi semelhante para os afídeos (Figura 15.19b) e foi seguido fortemente pelo agente de controle exótico (*H. axyridis*), mas não pelo predador nativo (*C. maculata*) (Figura 15.19c, d).

Embora a joaninha nativa forrageie mais ativamente entre os ramos dentro das parcelas de trevo, em geral ela foi menos móvel e deslocou-se menos entre as parcelas na paisagem do que a joaninha introduzida, a qual mostrou uma maior tendência de voar (Tabela 15.5). Com sua maior mobilidade, a espécie introduzida foi mais eficiente em localizar os afídeos quando eles ocorriam em baixa abundância na parcela, um pré-requisito para o controle biológico bem-sucedido (Murdoch & Briggs, 1996).

Resultados como esses têm implicações tanto para a seleção de agentes de controle biológico eficientes quanto para o planejamento de sistemas agrícolas, os quais podem precisar ser manejados para preservar a conectividade dos hábitats e, assim, aumentar a eficiência dos inimigos naturais e/ou dos agentes de controle biológico (Barbosa, 1998).

15.4.2 Planejando redes de reservas para a gestão pesqueira

Ao longo da última década, aproximadamente, foram criadas reservas marinhas costeiras e zonas de exclusão de pesca visando a gestão pesqueira (p. ex., Holland & Brazee, 1996). Este é outro exemplo em que um entendimento da estrutura da paisagem e da dinâmica metapopulacional serão necessários para elaborar estratégias de manejo. É provável que as questões mais fundamentais acerca do planejamento de reservas sejam a fração da região costeira que deveria ser protegida e o tamanho (e número) apropriado de reservas necessárias em relação ao potencial de dispersão da espécie-alvo. Hastings & Botsford (2003) desenvolveram um modelo determinístico simples para responder a essas questões para uma espécie hipotética com características que provavelmente a fariam ser beneficiada por zonas de exclusão de pesca: uma espécie com adultos sedentários e larvas com dispersão ativa. A abordagem desses autores baseia-se na idéia de que a alteração no espaçamento e na largura das reservas muda a fração de larvas que é retida dentro das mesmas ou exportada (Figura 15.20). Obviamente, é a exportação de larvas que fornece a base para a produção sustentável das áreas localizadas fora das reservas.

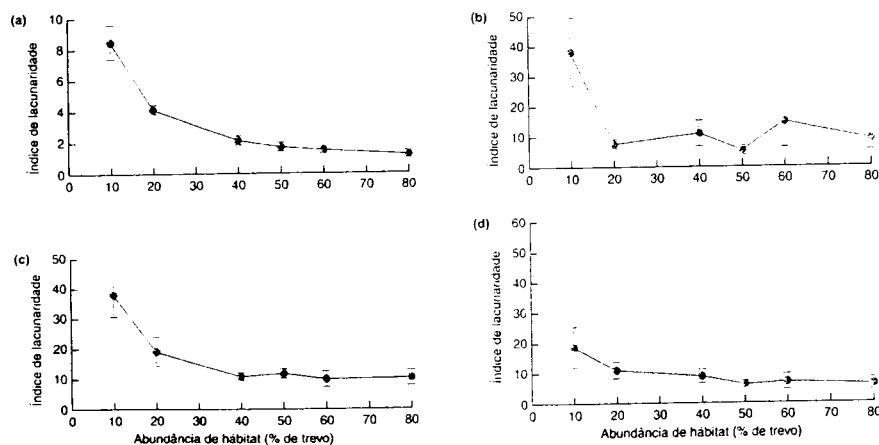



FIGURA 15.19 Padrão de distribuição (índice de lacunaridade – uma medida de agregação) do (a) trevo (isto é, hábitat) e das populações de (b) afídeos-praga, (c) joaninha introduzida (*Harmonia axyridis*), que serve como agente de controle, e (d) joaninha nativa (*Coleomegilla maculata*). As plantas de trevo foram agrupadas nestes experimentos, em vez de serem dispersas ao longo da paisagem. As barras de erro indicam ± 1 erro-padrão (segundo With *et al.*, 2002).

TABELA 15.5 Comportamento de forrageio (caça) de joaninhas introduzidas e nativas em diferentes escalas em paisagens experimentais de trevo. Os valores são médias ± 1 erro-padrão. Cada parcela com 16 × 16 m contém 256 células (1 m^2 cada); células de trevo são aquelas nas quais o trevo estava presente. Para cada joaninha que realizou pelo menos cinco transições de células, o deslocamento nas parcelas foi quantificado em relação ao comprimento médio do movimento e à taxa de deslocamento. A taxa de deslocamento é calculada pela divisão do deslocamento líquido (distância em linha reta) pelo comprimento geral do percurso (segundo With *et al.*, 2002)

Escala e medida comportamental	Harmonia axyridis *introduzida*	Coleomegilla maculata *nativa*
Dentro das células de trevo		
Hastes visitadas por minuto	0,80 ± 0,005	1,20 ± 0,07
Entre as células de trevo		
Células visitadas por minuto	0,22 ± 0,07	0,10 ± 0,04
Principal tipo de deslocamento	Voar	Rastejar
Deslocamento nas parcelas		
Comprimento médio do deslocamento (m)	1,90 ± 0,21	1,10 ± 0,04
Taxa de deslocamento	0,49 ± 0,05	0,19 ± 0,03

O problema da PMS pode ser enunciado como "determine o nível de retenção de larvas dentro das reservas, *F*, para preservar a espécie, e ajuste a fração da região costeira em reservas, *c*, para maximizar o número de larvas que se estabelecem fora delas (disponível para a produção)". Observe que, devido ao fato de *F* permanecer constante (algo que os modeladores assumiram), uma alteração em *c* representa uma mudança na largura das reservas. Suponha que um valor de *F* de 0,35 seja necessário para manter a espécie. A linha contínua na Figura 15.20b mostra como *c* e a largura da reserva precisam mudar para manter um *F* de 0,35. Os detalhes matemáticos do modelo não precisam nos preocupar – embora a maior produção seja obtida quando as reservas têm o menor tamanho possível (a seta na Figura 15.20b) –, pois fazem com que a exportação de larvas para as áreas de pesca seja maximizada, a produção é apenas levemente reduzida à medida que a configuração da reserva se distancia do seu ótimo. Assim, Hastings & Botsford (2003) deduzem que considerações práticas, como o estabelecimento de reservas grandes o suficiente para serem apoiadas, podem representar uma parte principal no planejamento de reservas, contanto que as reservas não sejam tão grandes (além do "cotovelo" da curva da Figura 15.20b) a ponto de reduzir significativamente a produção.

Embora o modelo seja uma simplificação grosseira, principalmente em relação à falta de qualquer incerteza ou heterogeneidade temporal ou espacial, ele é útil para chamar a atenção acerca de algumas considerações gerais importantes e fornece um ponto de partida para modelos mais sofisticados e espécie-específicos para avaliar se as redes de reservas serão úteis para a gestão pesqueira.

Em cada seção deste capítulo, procuramos explicar conceitos relativamente simples por meio da adição gradual de mais elementos reais aos exemplos discutidos. Contudo, devemos lembrar que mesmo os exemplos mais complexos ainda carecem de realismo em relação ao conjunto de interações interespecíficas dentro do qual estão inseridas as espécies-alvo. De fato, muitas soluções de manejo devem enfocar níveis mais elevados de organização ecológica – comunidades com muitas espécies e ecossistemas inteiros. Tratamos da ecologia de comunidades e ecossistemas nos Capítulos 16 a 21, antes de considerarmos as aplicações ecológicas neste nível ecológico no Capítulo 22.

Resumo

A sustentabilidade é o conceito central na preocupação crescente em relação ao destino da Terra e das comunidades ecológicas que a ocupam. Neste capítulo, tratamos de dois aspectos-chave do manejo de recursos naturais – o controle de pragas e o manejo de exploração de populações selvagens. Cada um deles depende de um entendimento das interações populacionais (discutidas nos Capítulos 8 a 14) e cada um tem a sustentabilidade como principal objetivo.

Pode-se imaginar que o objetivo do controle de pragas seja a erradicação total, mas esta em geral é restrita aos casos em que uma nova espécie exótica invadiu uma região e um rápido esforço é investido para eliminá-la completamente. Normalmente, a meta é reduzir a população da praga a um nível no qual não vale mais a pena investir recursos em mais controle (o nível de prejuízo econômico, ou NPE). Dessa forma, podemos ver que a economia e a sustentabilidade estão intimamente ligadas. Quando a população de uma praga atinge uma densidade na qual está causando prejuízo econômico, no entanto, em geral é muito tarde para começar a controlá-la. Então, o limiar econômico (LE) é mais importante. O limiar econômico é a densidade da praga na qual a ação deveria ser realizada para impedi-la de atingir o NPE.

Descrevemos o conjunto de ferramentas representado pelos pesticidas e herbicidas químicos. Eles são uma parte-chave do arsenal dos responsáveis pelo controle de pragas, mas devem ser usados com cuidado devido à possibilidade de "ressurgência da praga-alvo" (quando o tratamento afeta mais os inimigos naturais do que a própria praga) e de "surtos de pragas secundárias" (quando os inimigos naturais de pragas "em potencial" são fortemente afetados, o que permite que as pragas em potencial se tornem pragas reais). As pragas também são capazes de desenvolver resistência aos pesticidas.

Uma alternativa aos pesticidas químicos é a manipulação biológica dos inimigos naturais das pragas. O controle biológico pode envolver: (i) "introdução", com a expectativa de persistência a longo prazo de um inimigo natural de outra região geográfica (freqüentemente da região de origem da espécie-praga); (ii) manipulação de predadores naturais já presentes ("controle biológico conservacionista"); (iii) liberação periódica de um agente que é incapaz de persistir durante todo o ano, mas que realiza o

(a)

(b)

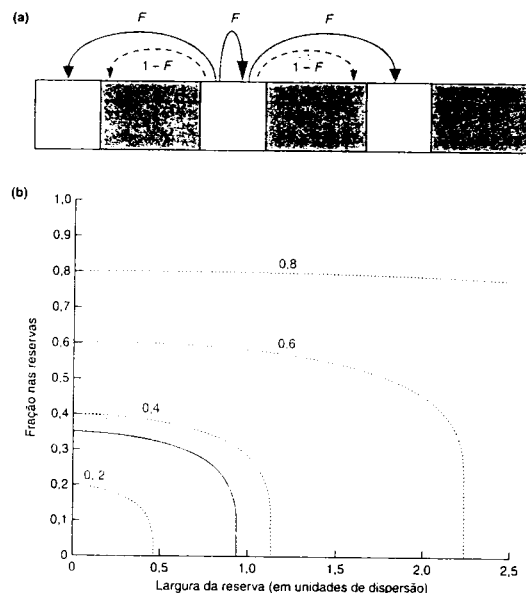



FIGURA 15.20 (a) Representação esquemática de uma rede de reservas marinhas (branco) e áreas de pesca (cinza). A fração da região costeira nas reservas é *c*, a fração de larvas produzidas nas reservas é *F* e a fração de larvas produzidas nas reservas que é exportada é 1 – *F*. (b) A combinação de valores da fração da região costeira em reservas, *c*, e da largura média da reserva (em unidades de distância média de dispersão) produz um valor de 0,35 para a fração de larvas que é retida dentro das reservas, *F*, juntamente com combinações semelhantes para outros valores de *F*. A seta indica a configuração que resulta na produção máxima de pesca fora das reservas (segundo Hastings & Botsford, 2003).

controle durante uma ou poucas gerações ("inoculação"); ou (iv) liberação de um grande número de inimigos (os quais não persistirão) para matar apenas aqueles indivíduos da espécie-praga presentes no momento ("inundação", às vezes chamada, por analogia, de pesticidas biológicos). O controle biológico não é, de forma alguma, sempre ambientalmente correto. Estão sendo acumulados exemplos em que introduções aparentemente bem-sucedidas de agentes de controle biológico cuidadosamente escolhidos impactaram espécies não-alvo, tanto pela influência sobre espécies não-alvo relacionadas à espécie-praga quanto pela influência sobre outras espécies que interagem em teias alimentares com as espécies não-alvo.

O manejo integrado de pragas (MIP) é uma filosofia prática de manejo que é baseada na ecologia, mas que usa todos os métodos de controle, incluindo os químicos, quando apropriados. Ela baseia-se fortemente nos fatores de mortalidade natural, como as condições climáticas e os inimigos naturais.

Sempre que uma população natural é explorada, existe o risco de sobre-exploração. Mas os responsáveis por sua exploração também querem evitar a subexploração, na qual consumidores potenciais são privados do produto, e os empregados nessa atividade ficam subempregados. Assim, como em muitas áreas da ecologia aplicada, existem importantes perspectivas econômicas, sociais e políticas a considerar.

O conceito de produção máxima sustentável (PMS) tem representado um princípio norteador do manejo de exploração. Descrevemos as diferentes abordagens para obter uma PMS – adotando uma cota fixa, regulando o esforço de exploração, explorando uma proporção constante ou permitindo um escape constante – e chamamos a atenção para as limitações de cada uma delas. Abordagens mais confiáveis para a exploração sustentável também são discutidas, incluindo os modelos de estoque dinâmico (os quais reconhecem que todos os indivíduos na população explorada não são equivalentes e incorporam a estrutura da população nos modelos populacionais) e abordagens que incorporam, explicitamente, os fatores econômicos (tratando da produção economicamente ótima, PEO, em vez de simplesmente da PMS). Também observamos que não existem dados disponíveis para muitos dos estoques pesqueiros mundiais, em especial nos países em desenvolvimento; nesses casos, princípios simples de manejo "sem dados" podem representar o melhor que os ecólogos podem propor.

Finalmente, muitas populações (incluindo aquelas de pragas e populações exploradas) existem em ambientes heterogêneos, às vezes como metapopulações. Os gestores ambientais precisam estar cientes dessa possibilidade, por exemplo, na determinação de qual agente de controle biológico usar em uma paisagem agrícola ou no planejamento de uma rede de zonas de exclusão de pesca como parte de uma estratégia de gestão pesqueira.

Parte 3
Comunidades e Ecossistemas

INTRODUÇÃO

Na natureza, áreas de terra e volumes de água contêm assembléias de diferentes espécies, em diferentes proporções e desempenhando diferentes funções. Essas comunidades de organismos possuem propriedades que são a soma das propriedades dos indivíduos residentes mais suas interações. As interações são o que fazem da comunidade mais do que a soma de suas partes. Assim como é um objetivo razoável de um fisiologista estudar o comportamento de diferentes tipos de células e tecidos, tentando, após, utilizar o conhecimento de suas interações para explicar o comportamento do organismo inteiro, o ecólogo pode utilizar o conhecimento das interações entre organismos para tentar explicar o comportamento e a estrutura de uma comunidade como um todo. Ecologia de comunidades, portanto, é o estudo de padrões na estrutura e no comportamento de assembléias de espécies. Ecologia de ecossistemas, por outro lado, é direcionada para a estrutura e o comportamento dos mesmos sistemas, mas com foco no fluxo de energia e matéria.

Consideraremos inicialmente a natureza da comunidade. O interesse dos ecólogos de comunidades é saber como agrupamentos de espécies estão distribuídos e as maneiras pelas quais tais agrupamentos podem ser influenciados tanto por fatores abióticos quanto bióticos. No Capítulo 16, iniciaremos com uma explicação de como a estrutura de comunidades pode ser medida e descrita. Focalizaremos então os padrões de estrutura de comunidades no espaço, no tempo e, de forma mais complexa, mas mais realista, em um contexto espaço-temporal.

Comunidades, assim como entidades biológicas, necessitam de matéria para sua construção e energia para suas atividades. Examinaremos as formas pelas quais uma grande variedade de consumidores e seus alimentos são agregados em uma teia alimentar de elementos interativos, através da qual a energia (Capítulo 17) e a matéria (Capítulo 18) são movidas. Essa abordagem ecossistêmica envolve produtores primários, decompositores e detritívoros, um compartimento de matéria orgânica morta, herbívoros, carnívoros e parasitas *além* do ambiente físico-químico que fornece condições de sobrevivência e atua tanto como fonte quanto dreno de energia e matéria. No Capítulo 17, abordaremos padrões em grande escala de produtividade primária, os fatores que limitam a produtividade e o seu destino em contextos terrícolas e aquáticos. No Capítulo 18, consideraremos as formas pelas quais a biota acumula, transforma e move a matéria entre os diversos componentes do sistema.

No Capítulo 19, retornaremos a algumas interações populacionais básicas estudadas em capítulos anteriores deste livro e consideraremos as maneiras pelas quais a competição, a predação e o parasitismo podem moldar comunidades. No Capítulo 20, reconheceremos que a influência de uma espécie em particular freqüentemente se ramifica para além de um determinado competidor, presa ou população hospedeira, através de toda a teia alimentar. O estudo de teias alimentares situa-se na interface entre ecologia de comunidade e ecologia de ecossistema, e como tal focaremos tanto em dinâmica populacional de espécies interativas na comunidade quanto nas conseqüências para processos ecossistêmicos, tais como produtividade e fluxo de nutrientes.

No Capítulo 21, tentaremos fazer uma síntese geral dos fatores, tanto abióticos quanto bióticos, que determinam a riqueza de espécies. As razões que determinam a variação do número de espécies de um local para outro e de um momento para outro são questões interessantes por si só, além da sua importância prática. Veremos que uma compreensão completa dos padrões de riqueza em espécies tem de ser baseada na compreensão dos tópicos ecológicos vistos em capítulos anteriores deste livro.

Finalmente, na última de nossa trilogia de capítulos abordando aplicações de teorias ecológicas, consideraremos, no Capítulo 22, a aplicação de teorias relacionadas à sucessão, ecologia de teias alimentares, funcionamento de ecossistemas e biodiversidade. Concluiremos com o reconhecimento de que aplicações de teorias ecológicas nunca são feitas isoladamente – o uso sustentável de recursos naturais requer que incorporemos perspectivas econômicas e sociopolíticas.

No prosseguimento de uma analogia introduzida anteriormente, o estudo da ecologia no nível comunidade/ecossistema é um pouco parecido com o de fazer diferentes relógios. Pode ser feita uma coleção e uma classificação dos conteúdos de cada um. Poderemos reconhecer características em comum na maneira que são construídos e padrões na maneira que se comportam. Entretanto, para entender como funcionam, eles devem ser desmontados, estudados e remontados novamente. Entenderemos a natureza de comunidades naturais quando *soubermos* como recriar aquilo que, inadvertidamente muitas vezes, temos desmontado.

Capítulo 16
A Natureza da Comunidade: Padrões no Espaço e no Tempo

16.1 Introdução

Os ecofisiologistas e os ecólogos comportamentais trabalham primariamente com *organismos* individuais. Os indivíduos coexistentes de uma mesma espécie possuem características – como densidade, razão sexual, estrutura etária, taxas de natalidade e imigração, mortalidade e emigração – que são únicas para *populações*. Explicamos o comportamento de uma população em termos do comportamento dos indivíduos que a constituem. Por sua vez, atividades em nível populacional têm conseqüência para o próximo nível acima – o de *comunidade*. A comunidade é uma assembléia de populações de espécies que ocorrem juntas no espaço e no tempo. A ecologia de comunidades procura entender a maneira como agrupamentos de espécies são distribuídos na natureza e as formas pelas quais tais agrupamentos podem ser influenciados pelo ambiente abiótico (Parte 1 deste livro) e pelas interações entre as populações das espécies (Parte 2). Um desafio para ecólogos de comunidades é discernir e explicar padrões emergentes dessa ampla gama de influências.

Em termos bastante gerais, as espécies que se reúnem para formar uma comunidade são determinadas por: (i) restrições em dispersão; (ii) restrições ambientais; e (iii) dinâmicas internas (Figura 16.1) (Belyea e Lancaster, 1999). Os ecólogos procuram regras de montagem de comunidades. Discutiremos tais regras neste capítulo e em diversos outros (particularmente Capítulos 19 a 21).

Uma comunidade é composta por indivíduos e populações e, como tal, podemos identificar e estudar propriedade *coletivas* diretas, como diversidade em espécies e biomassa da comunidade. Entretanto, já vimos que organismos da mesma espécie ou de espécies diferentes interagem entre si em processos de mutualismo, parasitismo, predação e competição. A natureza da comunidade é obviamente mais do que a soma de suas espécies constituintes. Assim como nos casos em que estamos interessados no comportamento de misturas complexas, existem propriedades *emergentes* que aparecem quando a comunidade é o foco de atenção. Um bolo possui características emergentes de textura e sabor que não são aparentes nos ingredientes. No caso de ecologia de comunidades, os limites de similaridade entre espécies competidoras (ver Capítulo 19) e a estabilidade de teias alimentares frente à perturbação (ver Capítulo 20) são exemplos de propriedades emergentes.

A ciência em nível de comunidades impõe problemas desestimuladores, pois os bancos de dados podem ser enormes e complexos. Um primeiro passo em geral adotado é procurar

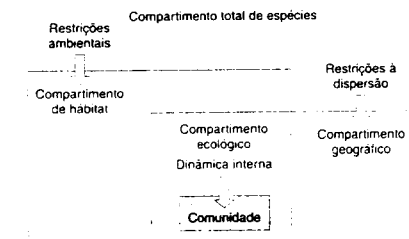



FIGURA 16.1 Relações entre cinco tipos de compartimentos de espécies: o compartimento do total de espécies em uma região, o compartimento geográfico (espécies com possibilidade de chegarem em um local), o compartimento de hábitat (espécies capazes de persistirem sob as condições abióticas do local), o compartimento ecológico (o conjunto superposto de espécies que podem tanto chegar quanto persistir) e a comunidade (o compartimento que permanece em face de interações bióticas) (adaptada de Belyea e Lancaster, 1999; Booth e Swanton, 2002).

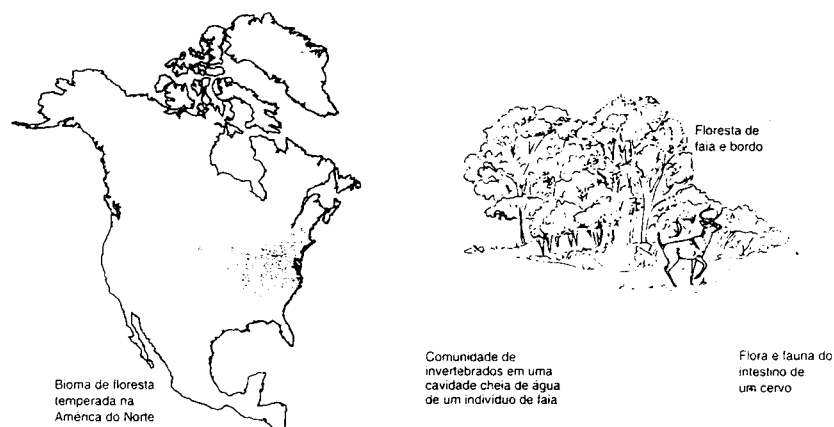



FIGURA 16.2 Podemos identificar uma hierarquia de hábitats, aninhados um dentro do outro: um bioma de floresta temperada na América do Norte; uma mata de faia-bordo em New Jersey; uma cavidade em árvore contendo água; ou o intestino de um mamífero. Em qualquer uma dessas escalas, existem comunidades e compete ao ecólogo escolher qual delas estudar.

padrões nas propriedades coletivas e emergentes da comunidade. Os padrões são consistências repetitivas, como o repetido encontro de agrupamentos de formas de crescimento similares em locais diferentes, ou tendências repetidas em riqueza em espécies ao longo de diferentes gradientes ambientais. O reconhecimento de padrões leva, por sua vez, à construção de hipóteses sobre as suas causas. As hipóteses podem então ser testadas por meio de observações adicionais ou por experimentação.

Uma comunidade pode ser definida em qualquer escala dentro de uma hierarquia de hábitats. Em um extremo, podem ser reconhecidos em uma escala global padrões gerais na distribuição de tipos de comunidades. O bioma de florestas temperadas é um exemplo: sua amplitude de distribuição na América do Norte é mostrada na Figura 16.2. Nessa escala, os ecólogos geralmente reconhecem que o clima é o fator mais importante na determinação dos limites de tipos de vegetação. Em uma escala mais detalhada, o bioma de floresta temperada em New Jersey é representado por comunidades de duas espécies de árvores em particular, faia e bordo, juntamente com um grande número de outras espécies menos conspícuas de plantas, animais e microrganismos. O estudo de comunidades pode ser focado nesta escala. Em uma escala ainda mais detalhada, pode-se estudar a distinta comunidade de invertebrados que habitam cavidades que contêm água em indivíduos de faia, ou ainda a flora e fauna intestinal de cervos na floresta. Entre essas diversas escalas de estudo de comunidades, nenhuma é mais legítima do que outra. A escala de investigação apropriada depende dos tipos de questões que estão sendo propostas.

Os ecólogos de comunidades às vezes consideram todos os organismos presentes em uma área, embora isso raramente seja possível sem uma equipe grande de taxonomistas. Outros restringem suas atenções a um único grupo taxonômico dentro de comunidades (p. ex., aves, insetos ou árvores) ou a um grupo com uma atividade em particular (p. ex., herbívoros ou detritívoros).

O restante deste capítulo contém seis seções. Iniciaremos explicando como a estrutura de comunidades pode ser medida e descrita (Seção 16.2). Após, focalizaremos os padrões de estrutura de comunidades: no espaço (Seção 16.3), no tempo (Seções 16.4 a 16.6) e finalmente em um contexto combinando o espaço-tempo (Seção 16.7).

Uma forma de caracterizar uma comunidade é simplesmente contar ou listar as espécies presentes. Parece um procedimento fácil e objetivo descrever e comparar comunidades por meio de suas 'riquezas' em espécies (isso é, o número de espécies presentes). Na prática, entretanto, isso é surpreendentemente difícil, em parte devido a problemas taxonômicos, mas também porque em geral apenas uma subamostra dos organismos em uma área pode ser contada. O número de espécies registradas depende, portanto, do número de amostras obtidas, ou do volume do hábitat que foi explorado. As espécies mais comuns provavelmente serão observadas nas primeiras amostras e, conforme mais amostras são obtidas, espécies mais raras vão sendo adicionadas à lista. Em que ponto deve-se cessar a amostragem? Idealmente, o investigador deve continuar com a amostragem até o número de espécies alcançar um platô (Figura 16.3). No mínimo, as riquezas em espécies de diferentes comunidades devem ser comparadas usando-se um mesmo tamanho de amostragem (em termos de área de hábitat explorado, tempo gasto na amostragem ou, a melhor situação, número de indivíduos ou módulos incluídos nas amostras). A análise de riqueza em espécies em situações contrastantes aparece de modo proeminente no Capítulo 21.

FIGURA 16.3 A relação entre riqueza em espécies e número de indivíduos em duas comunidades hipotéticas. A comunidade A possui uma riqueza total em espécies consideravelmente superior à da comunidade B.

16.2.1 Índices de diversidade

Um aspecto importante da estrutura de comunidades é completamente ignorado quando a composição da comunidade é descrita simplesmente em termos do número de espécies presentes. Ignora-se a informação de que algumas espécies são raras e outras comuns. Considere uma comunidade de 10 espécies com número igual de indivíduos para cada uma delas. Considere também uma segunda comunidade, também consistindo em 10 espécies, mas com mais de 50% dos indivíduos pertencentes à espécie mais comum e menos de 5% em cada uma das outras nove espécies. Cada comunidade possui a mesma riqueza em espécies, mas a primeira, com uma distribuição mais 'equitativa' de abundâncias, é claramente mais *diversa* do que a segunda. Riqueza e equabilidade combinam-se para determinar a diversidade de uma comunidade.

Conhecer o número de indivíduos presentes em cada espécie pode também não ser suficiente para uma resposta completa. Se a comunidade é definida de forma bem restritiva (p. ex., a comunidade de aves canoras de uma mata), as contagens de números de indivíduos em cada espécie podem ser suficientes para muitos propósitos. Entretanto, se estamos interessados em todos os animais de matas, a enorme disparidade em tamanho significa que simples contagens podem ser enganadoras. Surgem também problemas se tentarmos contar plantas (e outros organismos modulares). Devemos contar o número de caules, folhas, ramos, rametas ou genetas? Uma forma de contornar esse problema é descrever a comunidade em termos de biomassa por espécie por unidade de área.

A medida mais simples para caracterizar a comunidade, e que leva em consideração tanto o padrão de abundância (ou biomassa) quanto a riqueza de espécies, é o índice de diversidade de Simpson. Ele é calculado obtendo-se, para cada espécie, a proporção de indivíduos ou biomassa em relação ao total da amostra, isto é, a proporção P_i para a i-ésima espécie:

$$\text{índice de Simpson, } D = \frac{1}{\sum_{i=1}^{S} P_i^2}, \qquad (16.1)$$

em que S é o número total de espécies na comunidade (isto é, a riqueza). Como desejado, para uma dada riqueza, D aumenta com a equabilidade, e para uma dada equabilidade, D aumenta com a riqueza.

A equabilidade também pode ser quantificada (entre 0 e 1), obtendo-se a proporção entre o índice de Simpson e o valor máximo que este assumiria caso os indivíduos fossem distribuídos uniformemente entre as espécies. De fato, $D_{max} = S$. Portanto:

$$\text{equabilidade, } E = \frac{D}{D_{max}} = \frac{1}{\sum_{i=1}^{S} P_i^2} \times \frac{1}{S} \qquad (16.2)$$

Um outro índice frequentemente utilizado e que possui essencialmente as mesmas propriedades é o de Shannon, H. Novamente, utiliza-se o conjunto de valores de P_i. Assim,

$$\text{diversidade, } H = -\sum_{i=1}^{S} P_i \ln P_i \qquad (16.3)$$

e:

$$\text{equabilidade, } J = \frac{H}{H_{max}} = \frac{-\sum_{i=1}^{S} P_i \ln P_i}{\ln S} \qquad (16.4)$$

Um exemplo de análise de diversidade é dado pelo incrível estudo de longa duração que vem sendo feito desde 1856 em

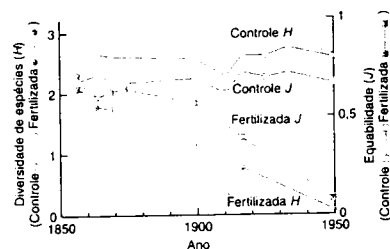



FIGURA 16.4 Diversidade de espécies (H) e equabilidade (J) de uma parcela-controle e de uma parcela que recebeu fertilizantes no experimento 'Parkgrass' em Rothamsted (segundo Tilman, 1982).

uma área de campo em Rothamsted, Inglaterra. Parcelas experimentais vêm recebendo tratamentos com fertilizantes aplicados uma vez ao ano, enquanto parcelas que não recebem fertilizantes são mantidas como controle. A Figura 16.4 mostra como a diversidade de espécies (H) e a equabilidade (J) das espécies de plantas mudaram entre 1856 e 1949. Enquanto a área sem fertilizantes permaneceu essencialmente inalterada, a área adubada mostrou um progressivo declínio em diversidade e equabilidade. Uma possível explicação seria que a alta disponibilidade de nutrientes ocasionou altas taxas de crescimento populacional, fazendo com que as espécies mais produtivas dominassem a área e, talvez, excluíssem competitivamente as outras espécies.

16.2.2 Diagramas de abundâncias relativas

Naturalmente, as tentativas de descrever a estrutura complexa de comunidades por um único atributo, como riqueza, diversidade ou equabilidade, podem ser criticadas, devido à grande perda de informações valiosas. Um quadro mais completo da distribuição de abundâncias das espécies em uma comunidade utiliza o conjunto completo de valores de P_i, por meio de diagramas nos quais se inserem os valores de P_i em relação ao posto de dominância das espécies. Assim, primeiro insere-se o valor de P_i da espécie mais comum, seguido pela segunda espécie mais comum, e assim sucessivamente até a inclusão da espécie mais rara. Diagramas de abundâncias relativas (*rank-abundance diagrams*) podem ser feitos para número de indivíduos, área coberta por indivíduos sésseis ou pela biomassa com que cada espécie contribui para a comunidade.

Algumas das diversas equações que têm sido ajustadas a diagramas de abundância relativa são mostradas na Figura 16.5. Destas, duas têm origem estatística (log-série e log-normal) e não possuem qualquer base sobre como as espécies interagem entre si. As demais levam em consideração aspectos das relações entre as condições, os recursos e os padrões de abundâncias das espécies (modelos nicho-orientados) e provavelmente são mais úteis em auxiliar a compreender os mecanismos envolvidos na organização de comunidades (Tokeshi, 1993). Ilustraremos a diversidade de abordagens pelas descrições das bases de quatro modelos nicho-orientados de Tokeshi (ver Tokeshi, 1993, para um tratamento completo). O *modelo de dominância por ocupação* (*dominance-preemption*), que produz a menos equitável distribuição de espécies, conta com sucessivas espécies ocupando uma porção dominante (50% ou mais) do espaço de nicho restante; a primeira, espécie mais dominante, ocupa mais de 50% do espaço de nicho disponível, a seguinte mais de 50% do que restou, e assim sucessivamente. Uma distribuição um pouco mais equitativa é representada pelo *modelo fração-aleatória* (*random fraction model*), em que sucessivas espécies invadem e ocupam uma porção arbitrária do espaço de nicho de qualquer espécie já presente. Neste caso, independentemente do *status* de dominância, todas as espécies estão sujeitas à divisão de nicho com igual probabilidade. O *modelo fracionário de MacArthur* (*MacArthur fraction model*), por outro lado, assume que espécies com maiores nichos têm maior probabilidade de ser invadidas por novas espécies; isso resulta em uma distribuição mais equitativa do que o modelo fração-aleatória. Por último, o *modelo de decaimento de dominância* (*dominance-decay model*) é o inverso do modelo de dominância por ocupação, em que o maior nicho em uma dada assembléia sempre está sujeito a uma subseqüente divisão (aleatória). Desse modo, neste modelo espera-se que a próxima espécie a invadir a comunidade colonize o espaço de nicho ocupado pela espécie mais abundante, produzindo a mais equitável distribuição de espécies de todos os modelos.

Os diagramas de abundâncias relativas, assim como os índices de riqueza, diversidade e equabilidade, devem ser vistos como abstrações da estrutura altamente complexa das comunidades que podem ser úteis quando fazemos comparações. Em princípio, a idéia é que, encontrando o modelo que melhor se ajusta aos dados, este poderia fornecer indícios dos processos subjacentes e, talvez, de como tais processos estes variam de uma amostra para outra. O progresso até o momento, entretanto, tem sido limitado, tanto devido aos problemas de interpretação quanto às dificuldades práticas em testar qual modelo melhor se ajusta aos dados (Tokeshi, 1993). Entretanto, alguns estudos têm tido sucesso em focar a atenção em mudanças de dominância/equabilidade em relação a mudanças ambientais. Assumindo que uma série geométrica pode ser apropriadamente aplicada, a Figura 16.5c mostra como a dominância aumenta regularmente enquanto a riqueza de espécies decresce durante o experimento de longa duração em campos de Rothamsted descrito anteriormente. A Figura 16.5d mostra como a riqueza de espécies de invertebrados e a equabilidade foram maiores em uma planta de riacho com arquitetura complexa, *Ranunculus yezoensis*, e que

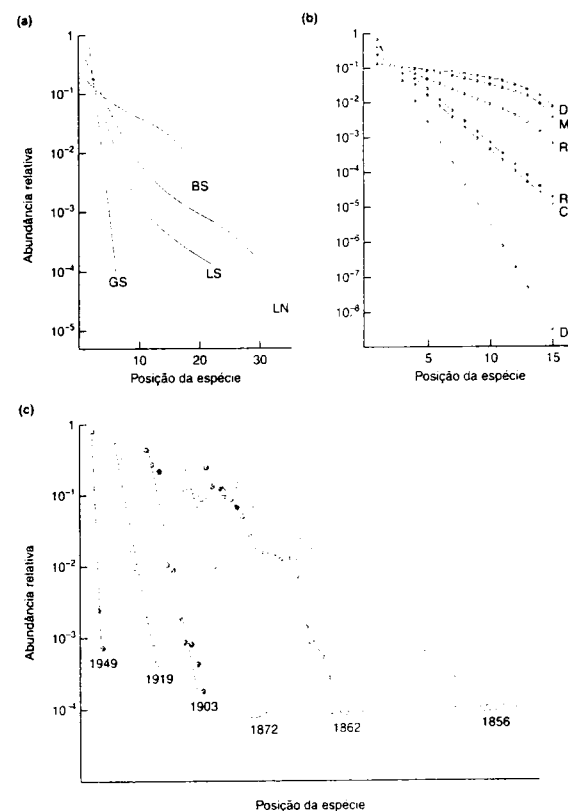



FIGURA 16.5 (a, b) Padrões de abundâncias relativas de vários modelos. Dois deles são baseados em distribuições estatísticas (LS e LN), enquanto os demais podem ser descritos como nicho-orientados. (a) BS = vara quebrada (*broken stick*); GS = série geométrica; LN = log-normal; LS = log-série. (b) CM = composto; DD = decaimento de dominância; DP = dominância por ocupação; MF = fracionário de MacArthur; RA = mistura aleatória; RF = fração aleatória. (c) Mudança no padrão de abundâncias relativas (com uma série geométrica ajustada) de espécies de plantas em um campo experimental sujeito à adição contínua de fertilizantes desde 1856 até 1949 ([a-c] segundo Tokeshi, 1993). (*Continua*)

provê mais nichos potenciais, do que em uma planta estruturalmente simples, *Sparganium emersum*. Os diagramas de abundâncias relativas de ambas são mais próximos do modelo fração-aleatória do que do modelo fracionário de MacArthur. Por fim, a Figura 16.5e mostra como assembléias de bactérias colonizando lâminas de microscopia (biofilmes) em um lago mudam de uma distribuição log-normal para um padrão de série geométrica conforme o biofilme envelhece.

A composição taxonômica e a diversidade de espécies são apenas duas das muitas formas possíveis de descrever uma comunidade. Uma alternativa (não necessariamente a melhor, mas bem diferente) é descrever comunidades e ecossistemas em termos de produto em pé e taxa de produção de biomassa pelas plantas, e seu uso e conversão por microrganismos heterotróficos e animais. Estudos orientados dessa forma podem inicialmente descrever a teia alimentar e, após, definir a biomassa em cada nível trófico. Além disso, podem descrever os fluxos de energia e matéria, provindas do ambiente físico, que passam por organismos vivos e retornam para o ambiente físico. Tal abordagem pode possibilitar a detecção de padrões entre comunidades e ecossistemas que não possuem qualquer semelhança taxonômica. Essa abordagem será discutida nos Capítulos 17 e 18.

Um considerável esforço tem sido empregado para entender a ligação entre riqueza em espécies e funcionamento de ecossistemas (produtividade, decomposição e dinâmica de nutrientes). Entender o papel da riqueza em espécies nos processos ecossistêmicos é de particular importância na compreensão de como os humanos respondem à perda de biodiversidade. Discutiremos esse importante tópico na Seção 21.7.

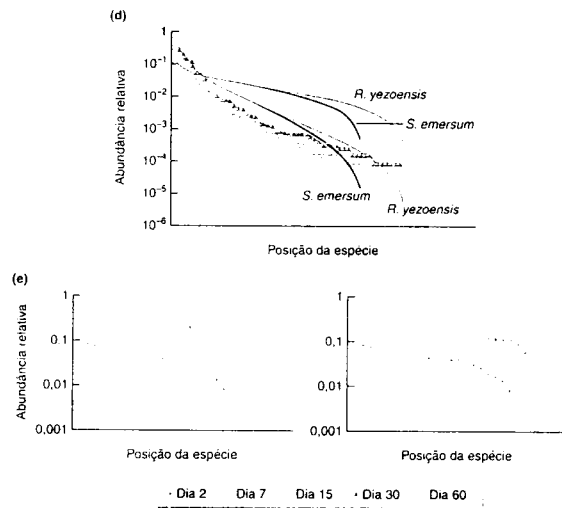



FIGURA 16.5 (*continuação*) (d) Comparação de padrões de abundâncias relativas de espécies de invertebrados associados à planta de riachos estruturalmente complexa *Ranuncùlus yezoensis* (▲) e à planta simples *Sparganium emersum* ( ); linhas ajustadas representam o modelo fracionário de MacArthur (···· , a de cima para *R. yezoensis* e a de baixo para *S. emersum*) e o modelo fração-aleatória (——, a de cima para *R. yezoensis* e a de baixo para *S. emersum*) (segundo Tanigushi *et al.*, 2003). (e) Padrão de abundâncias relativas (baseado em um índice de biomassa) de assembléias de bactérias em biofilmes de lagos com diferentes idades (os símbolos, da esquerda para a direita, representam os dias 2, 7, 15, 30, 60) (segundo Jackson *et al.*, 2001).

16.3. Padrões de comunidades no espaço

16.3.1. Análise de gradiente

A Figura 16.6 mostra as diversas formas de descrever a distribuição da vegetação empregadas no clássico estudo das Montanhas Great Smoky (Tennessee), EUA, onde espécies de árvores dão à vegetação sua característica principal. A Figura 16.6a mostra as características associações de árvores dominantes nas escarpas da montanha, desenhadas como se as comunidades tivessem limites bem-definidos. A escarpa da montanha na verdade provê uma ampla gama de condições para crescimento de plantas. Duas dessas condições, altitude e umidade, podem ser particularmente importantes na determinação da distribuição de várias espécies de árvores. A Figura 16.6b mostra as associações dominantes figuradas em termos dessas duas dimensões ambientais. Finalmente, a Figura 16.6c mostra a abundância individual de cada espécie de árvore (expressa como a porcentagem de todos os caules de árvores presentes) em relação a apenas um gradiente de umidade.

A Figura 16.6a é uma análise subjetiva indicando que a vegetação de áreas em particular difere de forma característica da de outras áreas. Isso poderia implicar que as várias comunidades são finamente delimitadas. A Figura 16.6b dá a mesma impressão. Observe que ambas as Figuras, 16.6a e b, são baseadas na descrição da *vegetação*. Entretanto, a Figura 16.6c refina o foco, concentrando-se no padrão de distribuição de cada *espécie* individualmente. Fica imediatamente óbvio que existe considerável sobreposição em suas distribuições – não existem limites bem-delimitados. As várias espécies de árvores são vistas agora como alinhadas ao longo do gradiente, com as caudas de suas distribuições sobrepondo-se. Os resultados dessa 'análise de gradiente' mostra que os limites de distribuição de cada espécie 'não terminam subitamente, mas lentamente'. Muitos outros estudos de gradientes mostram resultados similares.

Talvez a principal crítica à análise de gradientes como um modo de detectar padrões em comunidades é que a escolha do gradiente é quase sempre subjetiva. O pesquisador procura por alguma característica do ambiente que parece ser importante para os organismos e depois organiza os dados das espécies de interesse ao longo do gradiente daquele fator. Ele não é necessariamente o fator mais apropriado para se escolher. O fato de algumas espécies de uma comunidade poderem ser arranjadas em uma seqüência ao longo de um gradiente de algum fator ambiental não prova que esse fator escolhido é correlacionado com o que realmente interessa na vida das espécies envolvidas. A análise de gradiente é apenas um pequeno passo no caminho da descrição objetiva de comunidades.

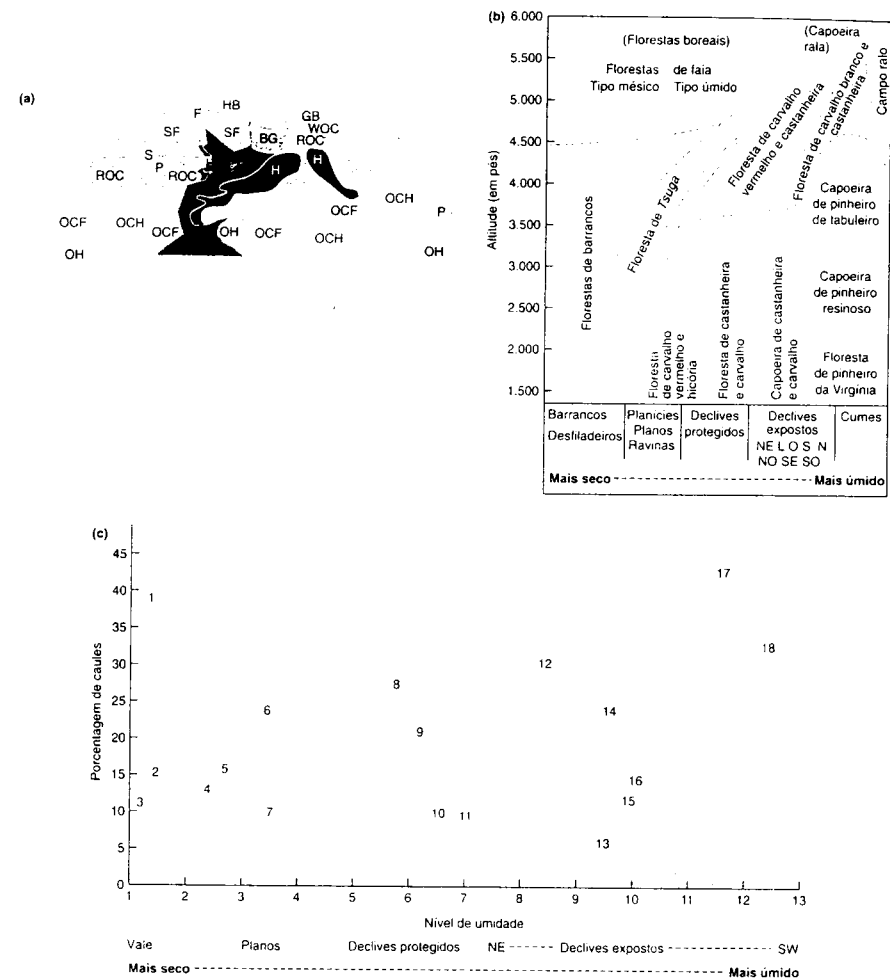



FIGURA 16.6 Três descrições contrastantes das distribuições de árvores dominantes características nas Montanhas Great Smoky, Tennessee. (a) Distribuição topográfica de tipos de vegetação sobre uma face-leste montanhosa idealizada e um vale. (b) Diagrama idealizado com o arranjo de tipos de vegetação de acordo com elevação e aspecto. (c) Distribuições de populações de árvores (porcentagem de caules presentes) ao longo de um gradiente de umidade. Tipos de vegetação: BG = clareira de faia; CF = floresta de barranco; F = floresta de abeto; GB = campo ralo; H = floresta de *Tsuga*; HB = capoeira rala; OCF = floresta de castanheira e carvalho; OCH = capoeira de castanheira e carvalho; OH = carvalho e hicória; P = floresta de pinheiro e urzal; ROC = floresta de carvalho vermelho e castanheira; S = floresta de espruce; SF = floresta de espruce e abeto; WOC = floresta de carvalho branco e castanheira. Espécies mais importantes: 1 = *Halesia monticula*; 2 = *Aesculus octandra*; 3 = *Tilia heterophylla*; 4 = *Betula alleghaniensis*; 5 = *Liriodendron tulipifera*; 6 = *Tsuga canadensis*; 7 = *B. lenta*; 8 = *Acer rubrum*; 9 = *Cornus florida*; 10 = *Carya alba*; 11 = *Hamamelis virginiana*; 12 = *Quercus montana*; 13 = *Q. alba*; 14 = *Oxydendrum arboreum*; 15 = *Pinus strobus*; 16 = *Q. coccinea*; 17 = *P. virginiana*; 18 = *P. rigida* (segundo Whittaker, 1956).

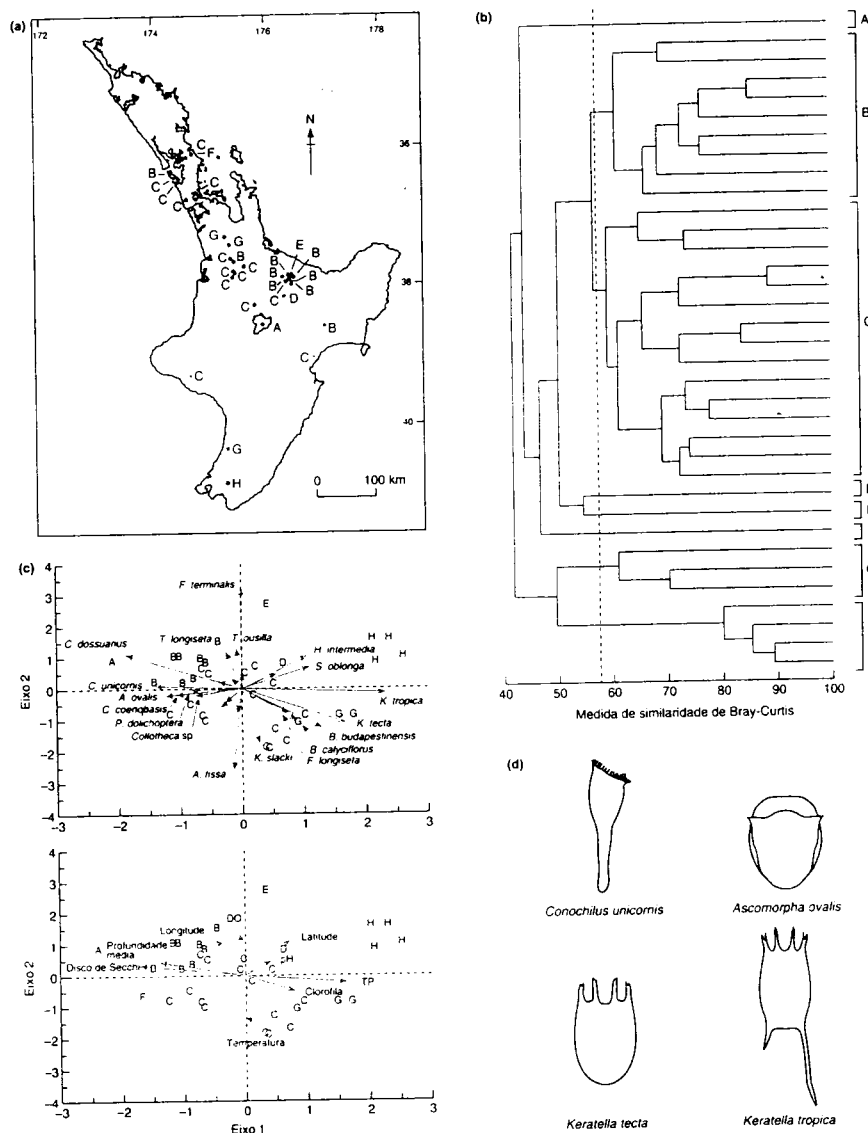



Figura 16.7. (a) Trinta e um lagos na Ilha do Norte, Nova Zelândia, onde comunidades de rotíferos (78 espécies no total) foram amostradas e descritas. (b) Resultado da análise de agrupamento (classificação) dos dados de composição de espécies dos 31 lagos (com base na medida de similaridade de Bray-Curtis); comunidades mais similares entre si são agrupadas, e oito grupos podem ser identificados (A a H). (c) Resultado da análise de correspondência canônica (ordenação). As posições no espaço de ordenação são mostradas para os lagos (indicados com as letras A a H, que correspondem ao resultado da classificação), para as espécies de rotíferos (setas laranjas no painel superior) e para os fatores ambientais (setas laranjas no painel inferior). (d) Silhuetas de quatro espécies de rotíferos (segundo Duggan *et al.*, 2002).

16.3.2 Classificação e ordenação de comunidades

Técnicas estatísticas objetivas têm sido desenvolvidas com o intuito de remover a subjetividade na descrição de comunidades. Essas técnicas permitem que os dados obtidos de estudos de comunidades identifiquem por si só padrões, sem a influência de idéias pré-concebidas do pesquisador sobre quais espécies tendem a se associar ou qual variável ambiental é mais fortemente correlacionada com as distribuições das espécies. Uma de tais técnicas é a classificação.

A *classificação* começa com a pressuposição de que comunidades consistem em entidades relativamente discretas. Ela produz grupos de comunidades relacionadas por meio de um processo conceitualmente similar à classificação taxonômica. Em taxonomia, indivíduos similares são agrupados em espécies, espécies similares em gêneros, e assim sucessivamente. Na classificação de comunidades, aquelas com composição de espécies semelhantes são agrupadas em subconjuntos, estes podendo ser posteriormente combinados caso seja de interesse (ver Ter Braak e Prentice, 1988, para detalhes do procedimento).

As comunidades de rotíferos de diversos lagos na Ilha do Norte, Nova Zelândia (Figura 16.7a), foram submetidas a uma técnica de classificação chamada análise de agrupamento (Duggan *et al.*, 2002). Oito grupos ou classes foram identificados (Figura 16.7b), cada um baseado simplesmente no conjunto de espécies presentes e suas abundâncias. A distribuição espacial de cada grupo de comunidades de rotíferos dos lagos da Nova Zelândia é mostrado na Figura 16.7a. Observe que existe pouca relação espacial consistente; as comunidades em cada grupo estão dispersas por toda a ilha. Isso ilustra um ponto positivo de classificação. Os métodos de classificação mostram a estrutura dentro de uma série de comunidades sem a necessidade de indicar, *a priori*, alguma variável ambiental supostamente relevante, um procedimento necessário na análise de gradiente.

Ordenação é um tratamento matemático que permite que comunidades sejam organizadas em um gráfico de modo que aquelas mais similares entre si em composição de espécies e abundância relativa apareçam em locais próximos. Por outro lado, aquelas comunidades que diferem muito na importância relativa das espécies compartilhadas, ou que possuem composições de espécies algo distintas, serão posicionadas em locais distantes. A Figura 16.7c mostra a aplicação de uma técnica de ordenação chamada análise de correspondência canônica (*canonical correspondence analysis*, CCA) às comunidades de rotíferos (Ter Braak & Smilauer, 1998). A CCA também possibilita que padrões de comunidades sejam examinados em relação a variáveis ambientais. Obviamente, o sucesso do método neste caso depende da amostragem de variáveis ambientais apropriadas. Esse é um detalhe importante no procedimento – talvez não tenhamos medido os atributos do ambiente que são mais relevantes. As relações entre a comunidade de rotíferos e diversos fatores físico-químicos são mostradas na Figura 16.7c. O elo entre classificação e ordenação pode ser compreendido notando-se que comunidades aglomeradas nos grupos A a H, obtidas a partir da classificação, são separadas de forma relativamente distinta no gráfico de ordenação da CCA.

As comunidades das classes A e B tendem a associar-se a águas bastante transparentes ('profundidade do disco de Secchi'), enquanto aquelas dos grupos G e H estão associadas com altas concentrações de fósforo total e clorofila; os grupos restantes aparecem em posições intermediárias. Os lagos sujeitos a um grande aporte de fertilizantes usados na agricultura ou que recebem esgoto são descritos como eutróficos. Eles tendem a ter alta concentração de fósforo, levando a níveis mais elevados de clorofila e menor transparência (uma maior abundância de células de fitoplâncton). Evidentemente, as comunidades de rotíferos são muito influenciadas pelo nível de eutrofização ao qual o lago esta sujeito. Espécies de rotíferos características de condições particularmente eutróficas, como *Keratella tecta* e *K. tropica* (Figura 16.7d), foram fortemente representadas nos grupos G e H, enquanto aquelas associadas com condições mais naturais, como *Conochilus unicornis* e *Ascomorpha ovalis*, foram comuns nos grupos A e B.

O nível de eutrofização, entretanto, não é o único fator significativo na explicação da composição das comunidades de rotíferos. O grupo C, por exemplo, embora característico de concentrações intermediárias de fósforo, pode ser diferenciado ao longo do eixo 2 de acordo com a concentração de oxigênio dissolvido e a temperatura do lago (ambas relacionadas negativamente devido à solubilidade do oxigênio diminuir com o aumento da temperatura).

O que esses resultados indicam? Primeiro, e mais especificamente, as correlações com fatores ambientais, reveladas pelas análises, fornecem algumas hipóteses a serem testadas sobre as relações entre composição da comunidade e fatores ambientais subjacentes. (Lembre que correlação não necessariamente implica em uma relação causal. Por exemplo, oxigênio dissolvido e composição da comunidade podem variar juntos devido a uma resposta comum a outro fator ambiental. Uma ligação causal direta só pode ser provada por meio de experimentação controlada.)

Um segundo e mais genérico ponto é relevante para a discussão da natureza da comunidade. Os resultados enfatizam que, sob um conjunto particular de condições, é provável a ocorrência de uma associação previsível de espécies. Isso mostra que ecólogos de comunidades possuem mais do que um conjunto arbitrário e mal-definido de espécies para estudar.

16.3.3 Problemas de limites em ecologia de comunidades

Talvez existam comunidades separadas umas das outras por limites claros e bem-definidos, em que grupos de espécies distribuem-se de forma adjacente, sem se interpretarem. Se elas existem, elas são excepcionais. O encontro do ambiente terrestre com o ambiente aquático pode parecer um limite bem-definido, mas sua artificialidade é indicada por lontras e rãs que regularmente o atravessam, e os muitos insetos aquáticos que passam sua vida larval na água, mas que o estágio alado adulto vivem na terra ou no ar. Na terra, ocorrem limites relativamente bem-delimitados entre tipos de vegetação sobre rochas ácidas e básicas onde se encontram afloramentos, ou onde estão justapostas rochas do tipo serpentina (um termo aplicado a um mineral rico em silicato de magnésio) e não-serpentina. Entretanto, mesmo em tais situações, minerais são lixiviados e ultrapassam os limites, que se tornam progressivamente mais tênues. A afirmação mais segura que podemos fazer sobre limites de comunidades é que provavelmente eles não existam, embora alguns sejam muito mais bem-delimitados que outros. Um ecólogo pode tirar mais proveito enfocando as formas pelas quais as comunidades se interpenetram do que procurando por limites cartográficos finos.

No primeiro quarto do século XX, houve considerável debate sobre a natureza da comunidade. Clements (1916) idealizou a comunidade como um tipo de *superorganismo*, cujas espécies componentes seriam muito unidas, tanto no presente quanto durante suas histórias evolutivas compartilhadas. Portanto, populações e comunidades individuais compartilhariam relações entre si de forma semelhante àquelas observadas entre células, tecidos e organismos.

O conceito *individualista* imaginado por Gleason (1926) e outros autores ao contrário, via as relações entre espécies coexistentes apenas como resultado de suas similaridades quanto a exigências e tolerâncias (e parcialmente devido ao acaso). Adotando essa visão, fronteiras de comunidades não precisariam ser bem-delimitadas, e associações de espécies seriam muito menos previsíveis do que poderíamos esperar do conceito de superorganismo.

A visão atual é próxima do conceito individualista. Os resultados de análises diretas de gradiente, ordenação e classificação indicam que uma dada localidade, em virtude principalmente de suas características físicas, possui uma associação de espécies razoavelmente previsível. Entretanto, uma dada espécie que ocorra em uma associação previsível, provavelmente também ocorre com outros grupos de espécies sob condições diferentes em outros locais.

Um ponto adicional deve ficar claro quando consideramos a questão da heterogeneidade e dos limites ambientais. A heterogeneidade espacial na distribuição de comunidades pode ser vista

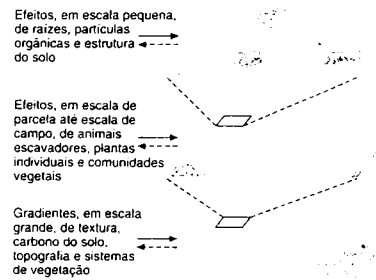



FIGURA 16.8 Determinantes de heterogeneidade espacial de comunidades de organismos de solo incluindo bactérias, fungos, nematóides, ácaros e colêmbolos (segundo Ettema e Wardle, 2002).

dentro de uma série de escalas aninhadas. A Figura 16.8, por exemplo, mostra padrões de heterogeneidade espacial em comunidades de organismos de solo acontecendo em escalas de hectares a milímetros quadrados (Ettema e Wardle, 2002). Na escala maior, esses organismos refletem padrões em fatores ambientais relacionados à topografia e à distribuição de diferentes comunidades vegetais. Porém, no outro extremo, podem estar presentes padrões em escala menor, resultantes da localização individual de raízes ou propriedades locais do solo. As fronteiras entre esses padrões das diferentes escalas provavelmente também são tênues.

Se comunidades possuem ou não fronteiras bastante ou pouco definidas é uma questão importante, embora ela não seja a consideração fundamental. Ecologia de comunidades é o estudo do *nível de organização de comunidades* e não o estudo de uma unidade espacial ou temporalmente definível. Ela trata da estrutura e atividade da assembléia de espécies, em geral em um ponto no espaço e no tempo. Não é necessário haver limites discretos entre comunidades para se estudar ecologia de comunidades.

Assim como as importâncias relativas das espécies variam no espaço, os padrões de abundância podem mudar no tempo. Em ambos os casos, uma espécie ocorrerá apenas onde e quando: (i) elas forem capaz de alcançar uma localidade; (ii) existir condições e recursos apropriados; e (iii) não forem impedidas por competidores, predadores e parasitos. Uma seqüência temporal no aparecimento e desaparecimento de espécies, portanto, necessitaria que condições, recursos e/ou a influência de inimigos variassem com o tempo.

Para muitos organismos, particularmente aqueles de vida curta, suas importâncias relativas mudam com a época do ano,

visto que indivíduos passam seu ciclo de vida em um contexto de mudança sazonal. Às vezes, a composição da comunidade muda devido a uma mudança física externa, como o aterramento de um marisma que acaba sendo substituído por uma floresta. Em outros casos, padrões temporais são simplesmente reflexos de mudanças em recursos-chave, como o que ocorre na seqüência de organismos heterotróficos associados com depósitos fecais ou carcaças à medida que estas vão sendo decompostas (ver Figura 11.2). A explicação para tais padrões temporais é um tanto direta e, portanto, não nos deteremos no assunto aqui. Também não aprofundaremos a discussão sobre variações de abundância de espécies em comunidades de um ano para o outro, visto que populações individuais respondem a uma infinidade de fatores que influenciam a reprodução e a sobrevivência (abordados nos Capítulos 5, 6 e 8 a 14).

Enfocaremos os padrões de mudanças na comunidade que acontecem após uma perturbação, definida como um evento discreto que remove organismos (Townsend & Hildrew, 1994) ou interfere na comunidade por meio de influência na disponibilidade de espaço ou recursos alimentares, ou por mudanças no ambiente físico (Pickett e White, 1985). Tais perturbações são comuns em todos os tipos de comunidades. Em florestas, elas podem ser causadas por ventos fortes, terremotos, elefantes, madeireiros ou simplesmente pela morte de uma árvore devido a doenças ou idade avançada. Agentes de perturbação em campos incluem geadas, animais fossoriais e os dentes, patas, excrementos ou carcaças de animais pastadores. Em costões rochosos ou recifes de corais, as perturbações podem resultar da ação de ondas fortes durante furacões, tsunamis, batimento de troncos ou barcos ancorados, ou pelas nadadeiras de mergulhadores pouco cuidadosos.

16.4.1 Comunidades controladas por fundação e por dominância

Podemos postular dois diferentes tipos fundamentais de resposta de comunidades a perturbações de acordo com as relações competitivas exibidas pelas espécies componentes – controladas por fundação ou controladas por dominância (Yodzis, 1986). As comunidades *controladas por fundação* ocorrerão se diversas espécies forem aproximadamente equivalentes em suas capacidades de colonizar uma clareira deixada por uma perturbação, forem bem-adaptadas ao ambiente abiótico e puderem se manter no local até sua morte. Nesse caso, o resultado de uma perturbação é essencialmente uma loteria. A ganhadora é a espécie que por acaso consiga chegar e se estabelecer primeiro no local perturbado. As dinâmicas de comunidades controladas por fundação são discutidas na Seção 16.7.4.

As comunidades *controladas por dominância* são aquelas em que algumas espécies são competitivamente superiores a outras, de modo que um colonizador inicial de uma clareira aberta por uma perturbação não pode necessariamente se manter nela. Nesses casos, as perturbações podem levar a seqüências razoavelmente previsíveis de espécies, pois diferentes espécies têm diferentes estratégias de exploração de recursos – espécies iniciais são boas colonizadoras e crescem rapidamente, enquanto espécies tardias podem tolerar níveis baixos de recursos e crescer até a maturidade na presença de espécies iniciais, excluindo estas últimas competitivamente. Essas situações são conhecidas pela expressão *sucessão ecológica*, definida como um *padrão de colonização e extinção de populações de espécies não sazonal, direcionado e contínuo em um dado local*.

16.4.2 Sucessões primária e secundária

Nosso enfoque é nos padrões sucessionais que ocorrem após a exposição de novas áreas. Se a área exposta não havia sido previamente influenciada por comunidades, a seqüência de espécies é denominada de sucessão primária. Escorrimento de lava e planícies de pedra-pomes causadas por erupções vulcânicas (ver Seção 16.4.3), crateras criadas após o impacto de meteoros (Cockell & Lee, 2002), substratos expostos após o retraimento de geleiras (Crocker & Major, 1955) e dunas recentemente formadas (ver Seção 16.4.4) são exemplos. Nos casos em que a vegetação de uma área foi parcial ou completamente removida, mas permanecem solos bem-desenvolvidos, com sementes e esporos, a seqüência de espécies que se sucede é chamada sucessão secundária. A perda localizada de árvores devido a doenças, ventos fortes, fogo ou tombamento pode ocasionar a sucessão secundária, assim como o abandono após cultivo em propriedades rurais (a chamada sucessão em campos abandonados – ver Seção 16.4.5).

As sucessões em áreas recentemente expostas tipicamente levam diversas centenas de anos para atingir sua conclusão. Entretanto, um processo precisamente análogo ocorre entre animais e algas sobre paredes rochosas recém-desnudadas na zona marinha do infralitoral, embora essa sucessão ocorra dentro de mais ou menos uma década (Hill *et al.*, 2002). O período de vida como pesquisador de um ecólogo é suficiente para abranger uma sucessão no infralitoral, mas não para aquela seguindo o retraimento de geleiras. Felizmente, entretanto, informações podem ser obtidas mesmo das mais longas escalas temporais. Com freqüência, estágios sucessionais no tempo podem estar representados por gradientes de comunidades no espaço. O uso de mapas históricos, datação com carbono ou outras técnicas possibilitam estimar a idade da comunidade desde a exposição da área. Uma série de comunidades presentes hoje em

dia, mas correspondentes a diferentes períodos de tempo desde o início da sucessão, podem ser usadas para inferir o processo de sucessão. Entretanto, deve-se julgar com cautela se as diversas comunidades dispersas no espaço realmente representam os vários estágios de sucessão. Devemos lembrar, por exemplo, que em áreas temperadas do hemisfério norte a vegetação pode ainda estar sofrendo recolonização e respondendo a mudanças climáticas da última era glacial (ver Capítulo 1).

16.4.3. Sucessão primária em lavas vulcânicas

A sucessão primária em derrames basálticos vulcânicos na Ilha Miyake-jima, Japão, foi inferida a partir de uma cronossequência conhecida (16, 37, 125 e > 800 anos de idade) (Figura 16.9a). No derrame de 16 anos de idade, o solo era bem esparso e não continha nitrogênio; a vegetação inexistia, exceto por alguns indivíduos baixos de amieiro (*Alnus sieboldiana*). Nas parcelas mais antigas, 113 táxons foram registrados, incluindo samambaias, ervas perenes, lianas e árvores. De maior importância nessa sucessão primária foram: (i) o sucesso em colonização da lava nua por amieiro, planta fixadora de nitrogênio; (ii) a facilitação (por meio da melhora na disponibilidade de nitrogênio) de *Prunus speciosa*, intermediária na sucessão, e *Machilus thunbergii*, arbórea perenifólia sucessional tardia (iii) a formação de uma floresta mista com tendência a excluir *A. sieboldiana* e *P. speciosa*; e (iv) finalmente, a substituição de *M. thunbergii* por *Castanopsis sieboldii*, uma espécie arbórea de ciclo mais longo (Figura 16.9b).

16.4.4. Sucessão primária em dunas costeiras

Uma cronossequência extensa foi obtida a partir de dunas em topos de montes litorâneos na costa do Lago Michigan, nos EUA. Treze topos de idade conhecida (30 a 440 anos de idade) mostram um padrão claro de sucessão primária em direção à floresta (Lichter, 2000). A gramínea das dunas *Ammophila breviligulata* domina os topos das dunas, mais jovens e ainda móveis, embora os arbustos *Prunus pumila* e *Salix* spp. também estejam presentes. Dentro de 100 anos, espécies são substituídas por arbustos perenifólios tais como *Juniperus communis* e pela gramínea cespitosa das pradarias *Schizachyrium scoparium*. Coníferas como *Pinus* spp., *Larix laricina*, *Picea strobus* e *Thuja occidentalis* iniciam a colonização das dunas dos topos após 150 anos, e um misto de floresta de *Pinus strobus* e *P. resinosa* desenvolve-se entre 225 e 400 anos. Árvores caducifólias como o carvalho (*Quercus rubra*) e o bordo (*Acer rubrum*) não se tornam componentes importantes da floresta antes de 440 anos.

É comum pensar que espécie sucessionais iniciais em dunas facilitam espécies tardias pela adição de matéria orgânica ao solo e pelo aumento da disponibilidade de umidade e nitrogênio (assim como na sucessão primária vulcânica). Entretanto, adições experimentais de sementes e experimentos com transplantes de plântulas têm mostrado que espécies tardias são capazes de germinar em dunas jovens (Figura 16.10a). Enquanto o solo mais desenvolvido de dunas antigas pode propiciar melhor desempenho de espécies sucessionais tardias, o sucesso de colonização em dunas jovens é restrito principalmente por limitação na dispersão de sementes e predação de sementes por roedores (Figura 16.10b). *A. breviligulata* em geral coloniza dunas jovens e ativas por meio de crescimento vegetativo horizontal. *S. scoparium*, uma das dominantes em dunas ainda abertas, precedentes ao desenvolvimento

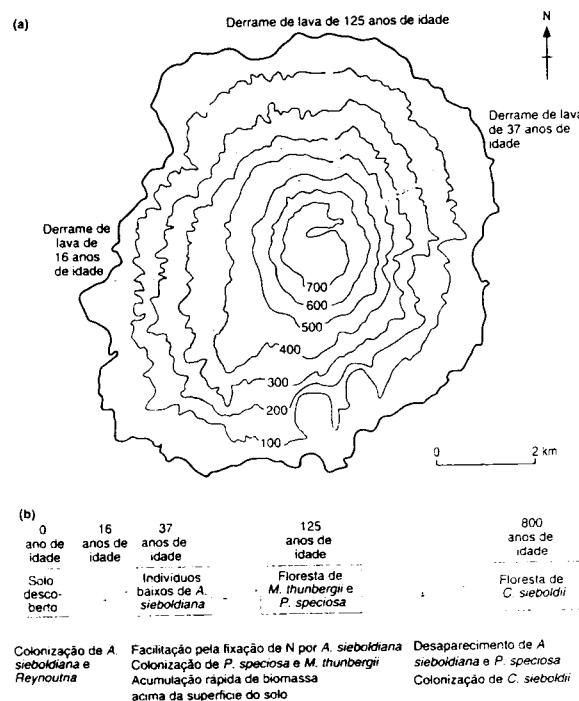



FIGURA 16.9 (a) A vegetação foi descrita para derrames de lava ocorridos há 16, 37 e 125 anos na Ilha Miyake-jima, Japão. A análise do derrame de lava de 16 anos foi não-quantitativo (nenhum sítio amostral é indicado). Os locais de amostragem em outros derrames são indicados como círculos laranja. Os locais fora dos três derrames possuem pelo menos 800 anos. (b) Características principais da sucessão primária em relação ao tempo desde o derrame de lava (segundo Kamijo *et al.*, 2002).

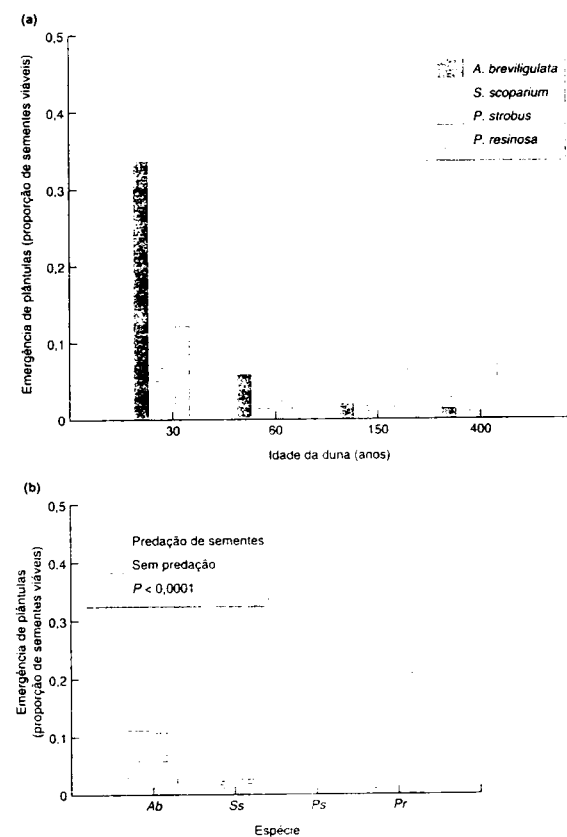



FIGURA 16.10 Plântulas emergentes (médias + EP) de sementes de espécies características de diferentes estágios sucessionais adicionadas a dunas de quatro idades. (b) Plântulas emergentes de quatro espécies (*Ab* = *Ammophila breviligulata*; *Ss* = *Schizachyrium scoparium*; *Ps* = *Pinus strobus*; *Pr* = *Pinus resinosa*) na presença e na ausência de roedores predadores de sementes (segundo Lichter, 2000).

de floresta, possui taxas de germinação e estabelecimento de plântulas não melhores que *Pinus*, embora suas sementes não sejam predadas. Além disso, *S. scoparium* possui a vantagem de atingir rapidamente a maturidade e poder continuar a produzir sementes em uma taxa alta. Essas espécies iniciais acabam sendo excluídas competitivamente conforme árvores se estabelecem e crescem. Lichter (2000) considera que a sucessão em dunas é descrita melhor em termos de dinâmicas transitórias de colonização e deslocamento competitivo, e não como o resultado de facilitação por espécies iniciais (melhorando as condições de solo) seguidas por deslocamento competitivo.

16.4.5 Sucessão secundária em campos abandonados

A sucessão em campos abandonados têm sido particularmente bem-estudada ao longo da parte leste dos EUA, onde muitas propriedades foram abandonadas por fazendeiros que se mudaram para o oeste após a expansão de fronteira, no século XIX (Tilman, 1987, 1988). A maioria das florestas mistas de coníferas e latifoliadas pré-coloniais destruída, mas a regeneração foi rápida. Em muitos locais, estão disponíveis para estudo muitos sítios abandonados por diferentes períodos, e para os quais existem registros. A seqüência típica de vegetação dominante é ervas anuais, plantas herbáceas perenes, arbustos, árvores sucessionais iniciais e árvores sucessionais tardias.

A sucessão em campos abandonados também tem sido estudada no produtivo Platô Loess, na China, que durante milênios tem sido afetado por atividades humanas, de modo que restam poucas áreas com vegetação natural. O governo chinês iniciou alguns projetos de conservação focados na recuperação de ecossistemas impactados. Uma grande questão é saber se a vegetação clímax do Platô será estepe ou floresta. Wang (2002) estudou a vegetação em quatro parcelas abandonadas por fazendeiros por diferentes períodos conhecidos (3, 26, 46 e 149 anos). Ele foi capaz de avaliar a idade de suas parcelas de maneira pouco usual. Cemitérios na China são sagrados, e atividades humanas são proibidas ao seu redor – registros nas lápides indicam por quanto tempo a área deixou de ser usada para produção agrícola. De um total de 40 espécies de plantas identificadas, diversas foram consideradas dominantes em quatro estágios sucessionais (em termos de abundância relativa e cobertura relativa do solo). No primeiro estágio (fazendas abandonadas recentemente), *Artemisia scoparia* e *Seraria viridis* foram as mais características; aos 26 anos, *Lespedeza davurica* e *S. viridis* dominaram; aos 46 anos, *Stipa bungeana*, *Bothriochloa ischaemun*, *Artemisia gmelinii* e *L. davurica* foram as mais importantes; e, aos 149 anos, *B. ischaemun* e *A. gmelinii* foram dominantes (Figura 16.11). As espécies sucessionais iniciais eram

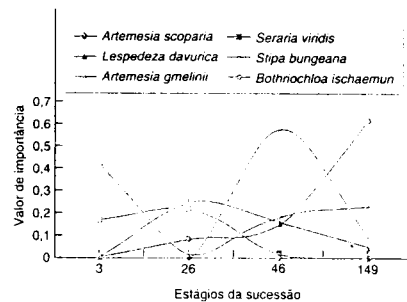



FIGURA 16.11 Variação na importância relativa de seis espécies durante sucessão em campos abandonados no Platô Loess na China (segundo Wang, 2002).

anuais e bianuais com grande produção de sementes. Após 26 anos, a erva perene *L. davurica*, com sua capacidade de se expandir lateralmente por meio de crescimento vegetativo e um bem-desenvolvido sistema de raízes, substituiu *A. scoparia*. A parcela de 46 anos de idade foi caracterizada pela maior riqueza de espécies e pela diversidade de estratégias de história de vida, sendo dominada por estilos de vida perenes. A dominância de *B. ischaemun* em 149 anos foi relacionada à sua natureza perene, à capacidade de se expandir por meio de clones e à grande capacidade competitiva. Assim como nos estudos de Tilman (1987, 1988) na América do Norte, a quantidade de nitrogênio no solo aumentou durante a sucessão e pode ter facilitado algumas espécies na sucessão. Wang concluiu que a gramínea *B. ischaemun* é a espécie clímax naqueles hábitats do Platô Loess, e que, portanto, parece provável que a vegetação tenda a ser a estepe, e não a floresta.

16.5 Probabilidades de substituição de espécies durante a sucessão

Um modelo de sucessão desenvolvido por Horn (1981) lançou alguma luz sobre o processo de sucessão. Esse autor percebeu que em comunidades florestais hipotéticas seria possível prever mudanças na composição de árvores, considerando dois aspectos. Primeiro, seria necessário conhecer, para cada espécie de árvore, a probabilidade de que, dentro de um intervalo de tempo em particular, um indivíduo fosse substituído por outro da mesma espécie ou de outra espécie. Segundo, uma composição inicial teria de ser assumida.

Horn considerou que a representatividade proporcional das várias espécies de indivíduos jovens estabelecidas abaixo de

TABELA 16.1 Uma matriz de transição de árvore-por-árvore de 50 anos segundo Horn (1981). A tabela mostra a probabilidade de substituição de um indivíduo por outro da mesma ou de outra espécie após 50 anos

	Ocupante após 50 anos			
Ocupante atual	Bétula cinzenta	*Blackgum*	Bordo vermelho	Faia
Bétula cinzenta	0,05	0,36	0,50	0,09
Blackgum	0,01	0,57	0,25	0,17
Bordo vermelho	0,0	0,14	0,55	0,31
Faia	0,0	0,01	0,03	0,96

TABELA 16.2 Porcentagens de composição em espécies previstas para uma floresta constituída inicialmente por 100% de bétula cinzenta (segundo Horn, 1981)

	Idade da floresta (anos)						
Espécie	0	50	100	150	200	∞	Dados da floresta antiga
Bétula cinzenta	100	5	1	0	0	0	0
Blackgum	0	36	29	23	18	5	3
Bordo vermelho	0	50	39	30	24	9	4
Faia	0	9	31	47	58	86	93

uma árvore adulta refletia a probabilidade de uma árvore individual ser substituída por uma daquelas espécies. Utilizando essa formulação, ele estimou a probabilidade de, após 50 anos, um local hoje ocupado por uma dada espécie ser ocupado por outra espécie ou, ainda, ser ocupado pela mesma espécie (Tabela 16.1). Assim, por exemplo, há 5% de chance de um local ocupado atualmente pela bétula cinzenta ainda ter essa espécie após 50 anos, enquanto há 36% de chance de ele ser ocupado por *blackgum*, 50% pelo bordo vermelho e 9% pela faia.

Iniciando com a distribuição observada das espécies de dossel em uma mata em New Jersey, EUA, que tinha 25 anos, Horn modelou as mudanças em composição de espécies ao longo de diversos séculos. Esse processo é ilustrado de forma simplificada na Tabela 16.2 (que trata de apenas quatro das espécies presentes). O avanço desse tipo hipotético de sucessão possibilita fazer diversas previsões. O bordo vermelho deve dominar rapidamente, enquanto a bétula cinzenta desaparecerá. A faia deverá aumentar devagar, até tardiamente ser dominante, e *blackgum* e bordo vermelho devem persistir em baixas abundâncias. Todas essas previsões são comparadas com o que acontece em uma sucessão real (coluna final).

O aspecto mais interessante do modelo de Horn, conhecido como cadeia de Markov, é que, em tempo suficiente, ele converge para um estado estacionário com composição de espécies estável e que é independente da composição inicial da floresta. O resultado final é inevitável (ele só depende da matriz de probabilidades de substituição) e será alcançado não importando se o ponto inicial era 100% bétula cinzenta ou 100% faia, 50% *blackgum* e 50% bordo vermelho ou qualquer outra combinação (assumindo que existam áreas adjacentes que forneçam sementes das espécies não presentes no início). Korotkov e colaboradores (2001) usaram uma abordagem similar à modelagem de Markov, a fim de prever o tempo necessário para se atingir o estado de clímax a partir de diferentes estágios sucessionais de campos antigos, culminando em floresta mista de coníferas e latifoliadas na Rússia Central. A partir do abandono do campo até o clímax, eles previram serem necessários 480 a 540 anos, enquanto a partir de um estágio intermediário de floresta de bétula com sub-bosque de espruce deveriam ser necessários 320 a 370 anos até o clímax.

Visto que modelos de Markov parecem ser capazes de gerar previsões um tanto acuradas, eles poderiam ser ferramentas úteis na formulação de planos de manejo de florestas. Entretanto, os modelos são simplistas, e os pressupostos de que as probabilidades de transição permanecerão constantes no espaço e no tempo e que não serão afetadas por fatores históricos, como a condição biótica inicial e a ordem de chegada das espécies, são provavelmente errôneos em muitos casos (Facelli e Pickett, 1990). Hill e colaboradores (2002) avaliaram a questão de variação espaço-temporal nas probabilidades de substituição de espécies em um processo de sucessão de comunidades entre-marés incluindo esponjas, anêmonas do mar, poliquetas e algas encrustantes. Nesse caso, as sucessões previstas e os resultados finais foram semelhantes, independentemente do uso de probabilidades médias de substituição ou probabilidades realísticas sujeitas a variações espaciais e temporais. O resultado de todos os três modelos foram bastante semelhantes à estrutura da comunidade observada (Figura 16.12).

16.6 [illegible] sucessão

Apesar das vantagens dos modelos simples de Markov, uma teoria de sucessão idealmente deve não apenas prever, mas também explicar. Para tanto, precisamos considerar a base *biológica* dos valores de substituição no modelo. Temos duas abordagens alternativas a considerar.

16.6.1 Balanço entre competição-colonização e mecanismos sucessionais de nicho

Rees e colaboradores (2001) avaliaram de forma conjunta diversas abordagens experimentais, comparativas e teóricas para produzir generalizações sobre dinâmica de vegetação. Plantas iniciais do processo de sucessão possuem uma série de características correlacionadas, incluindo alta fecundidade, boa capacidade de dispersão, crescimento rápido (quando os recursos são abundantes) e crescimento lento e baixa sobrevivência quando os

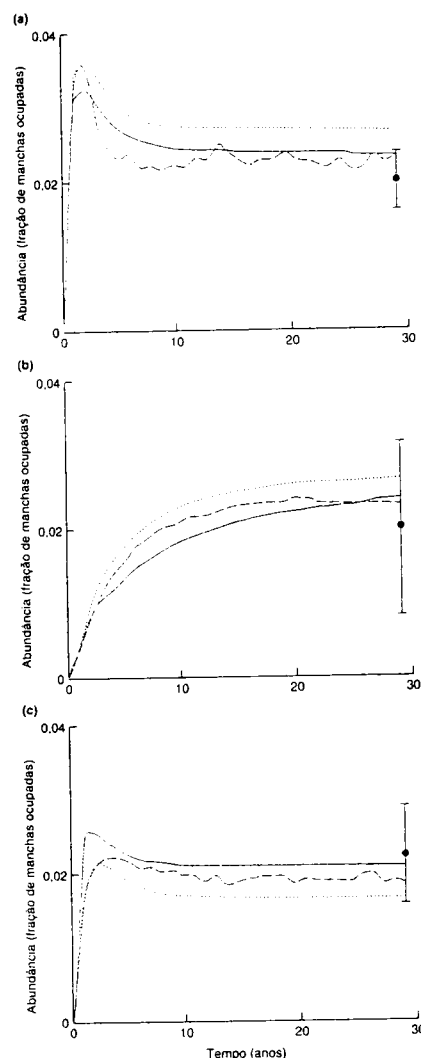



FIGURA 16.12 Simulação da dinâmica de recuperação (modelos de cadeia de Markov) de três espécies constituintes de uma comunidade entre-marés a partir de 100% de rocha nua com probabilidades de substituição variando no espaço, no tempo ou com probabilidades fixas: (a) o briozoário *Crisia eburnea*, (b) a anêmona do mar *Metridium senile* e (c) alga coralina encrustante. Os pontos no fim de cada diagrama (± 95% intervalo de confiança) são as abundâncias observadas em um local no Golfo do Maine, EUA (segundo Hill *et al.*, 2002).

recursos são escassos. As espécies tardias na sucessão em geral possuem características opostas, incluindo capacidade de crescer, sobreviver e competir quando os recursos são escassos. Na ausência de perturbação, espécies tardias reduzem os recursos para níveis abaixo do que aqueles requeridos por espécies iniciais, excluindo-as por meio de competição. As espécies iniciais persistem por duas razões: (i) porque sua capacidade de dispersão e alta fecundidade permitem colonização e estabelecimento em locais recentemente perturbados antes da chegada de espécies tardias; ou (ii) porque crescimento rápido em condições com alta disponibilidade de recursos possibilita, temporariamente, a exclusão competitiva de espécies tardias mesmo que ambas cheguem ao mesmo tempo. Rees e colaboradores chamam o primeiro mecanismo de *balanço competição-colonização* e o segundo de *nicho sucessional* (condições iniciais facilitam espécies iniciais devido a seus requerimentos de nicho). O balanço competição-colonização é fortalecido por um inevitável aspecto fisiológico. Diferenças muito grandes em produção *per capita* de sementes entre espécies de plantas são inversamente correlacionadas com variações igualmente muito grandes em tamanho de sementes; plantas que produzem sementes pequenas tendem a produzir muito mais que plantas que produzem sementes grandes (ver Seção 4.8.5). Portanto, Rees e colaboradores (2001) ressaltam que espécies com sementes pequenas são boas colonizadoras (muitos propágulos), mas competidores fracos (poucos recursos alimentares nas sementes), e o contrário para espécies com sementes grandes.

16.6.2 Facilitação

a importância da facilitação – mas nem sempre

Casos de balanço competição-colonização e/ou relações de nicho sucessional são proeminentes em praticamente todos os casos de sucessão descritos, incluindo todos aqueles da seção anterior. Adicionalmente, vimos casos em que espécies iniciais podem mudar o ambiente abiótico de tal forma (p. ex., aumento de nitrogênio no solo) que facilitam o estabelecimento de espécies tardias. Portanto, a *facilitação* deve ser adicionada à lista de fenômenos envolvidos em alguns processos de sucessão. Não podemos dizer o quão comum esse mecanismo é. Entretanto, o inverso com certeza não é incomum: portanto, muitas espécies de plantas alteram o ambiente de modo a torná-lo mais adequado a si próprias (Wilson e Agnew, 1992). Assim, por exemplo, a vegetação lenhosa pode armazenar água a partir de cerração ou atenuar geadas, melhorando as condições para o crescimento das espécies em questão, enquanto os relvados herbáceos podem interceptar água corrente superficial e crescer melhor no solo úmido que é criado.

16.6.3 Interações com inimigos

um papel importante para predação de sementes?

Rees e colaboradores (2001) ressaltaram que, em conseqüência do balanço competição-colonização, o recrutamento de plantas competitivamente dominantes deve ser determinado em grande medida pela taxa de chegada de suas sementes. Isso significa que herbívoros que reduzem a produção de sementes provavelmente reduzem a densidade de competidores dominantes mais intensamente do que de espécies subordinadas. Lembre que isso é exatamente o que aconteceu no estudo de dunas descrito na Seção 16.4.4. Em uma tendência similar, Carson e Root (1999) mostraram que após a remoção de insetos predadores de sementes, a vara-de-ouro (*Solidago altissima*), em geral aparece após cinco anos em uma sucessão de campos antigos, se tornou dominante após apenas três anos. Isso aconteceu devido ao fato de, na ausência de predadores de sementes, ela poder excluir competitivamente espécies iniciais de maneira mais rápida.

Assim, além do balanço competição-colonização, do nicho sucessional e da facilitação, devemos adicionar um quarto mecanismo – interação com inimigos – se quisermos entender completamente a sucessão vegetal. Abordagens experimentais, como aquelas empregadas na compreensão do papel de predadores de sementes, também têm mostrado que a natureza de teias alimentares no solo (Gange e Brown, 2002), a presença e a perturbação da serrapilheira (Ganade e Brown, 2002), e a presença de mamíferos que consomem vegetação (Cadenasso *et al.*, 2002) às vezes são importantes na determinação da seqüência sucessional.

16.6.4 Hipótese da razão de recursos

a hipótese de Tilman sobre razão de recursos enfatiza habilidades competitivas flutuantes

É válido examinarmos um exemplo adicional de nicho sucessional sendo responsável por substituição de espécies. O álamo tremedor (*Populus tremuloides*) é uma árvore que, no processo de sucessão na América do Norte, aparece antes do carvalho vermelho (*Quercus rubra*) ou do bordo sacarino (*Acer saccharum*). Kaelke e colaboradores (2001) compararam o crescimento de plântulas das três espécies quando plantadas ao longo de um gradiente de disponibilidade de luz, desde o sub-bosque florestal (2,6% da luz total) até pequenas clareiras (69% da luz total). O álamo sobressaiu-se em relação aos demais quando a disponibilidade relativa de luz excedia 5%. Entretanto, houve uma inversão de ordem em locais muito sombreados; neste caso carvalho e bordo, típicos de estágios sucessionais tardios, cresceram mais e sobreviveram melhor do que o álamo (Figura 16.13). Em sua hipótese da *razão de recursos*, Tilman (1988) enfatizou o papel de capacidades competitivas flutuantes conforme as condições mudam lentamente com o tempo. Ele lançou a hipótese de que a dominância de espécies em qualquer ponto do processo de sucessão é muito influenciada pela disponibilidade relativa de dois recursos: não apenas luz (como demonstrado por Kaelke *et al.*, 2001), mas também por um nutriente limitante no solo (geralmente nitrogênio). No início da sucessão, as plântulas estão sujeitas a hábitats pobres

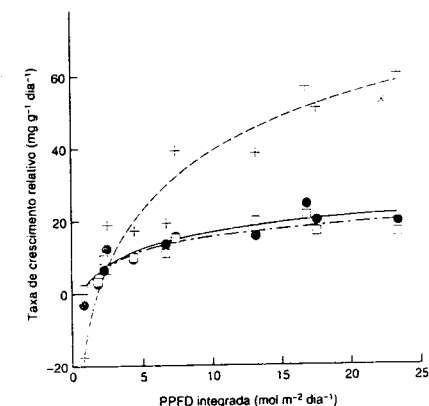



FIGURA 16.13 Taxa de crescimento relativo (durante a estação de crescimento julho a agosto de 1994) de álamo tremedor (+), carvalho vermelho (●) e bordo sacarino (□) em relação à densidade de fluxo de fótons fotossintéticos (*photosynthetic photon flux density*, PPFD) (segundo Kaelke *et al.*, 2001).

em nutrientes, embora com grande disponibilidade de luz. Como conseqüência da entrada da serrapilheira e da atividade de organismos decompositores, a disponibilidade de nutrientes aumenta com o tempo – podemos esperar que isso seja particularmente marcante em sucessão primária que inicia com solos bastante pobres (ou mesmo sem nada de solo). Entretanto, a biomassa total de plantas também aumenta com o tempo e, em conseqüência, a penetração de luz que chega ao solo diminui. As idéias de Tilman estão ilustradas na Figura 16.14 para cinco espécies hipotéticas. A espécie A possui a menor exigência de nutrientes e a maior demanda por luz que chega ao solo. É uma planta curta, com forma de crescimento prostrado. A espécie E, que é um competidor superior em situações com muitos nutrientes e pouca luz, possui a menor demanda por luz e a maior exigência de nutrientes. É uma planta alta e ereta. As espécies B, C e D são intermediárias quanto às suas exigências, e cada uma atinge seu pico de abundância em diferentes pontos ao longo do gradiente nutriente-luz. Existe espaço para testes experimentais adicionais da hipótese de Tilman.

16.6.5 Atributos vitais

além da capacidade competitiva 'atributos vitais' segundo Noble e Slatyer

Noble e Slatyer (1981) também se interessaram em definir as características que determinam a posição de uma espécie na sucessão. Eles chamaram essas características de *atributos vitais*. Os dois mais importantes são relacionados a: (i) o método de recuperação após uma

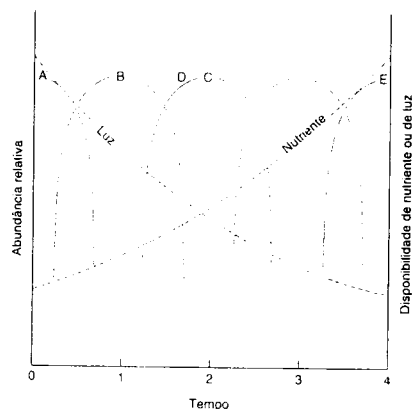



FIGURA 16.14 A hipótese da razão de recursos na sucessão segundo Tilman (1988). Assume-se que cinco espécies hipotéticas de plantas são diferenciadas quanto a suas exigências de um nutriente de solo em quantidades limitantes e luz. Durante a sucessão, o hábitat inicia com um solo pobre em nutriente, mas com alta disponibilidade de luz, mudando gradualmente para um hábitat com solo rico, mas com baixa disponibilidade de luz na superfície do solo. As capacidades competitivas relativas mudam conforme a variação nas condições, fazendo com que primeiro uma e depois outra espécie passe a ser dominante.

perturbação (quatro classes são definidas: disseminação vegetativa, V; pulso de plântulas do banco de sementes, S; pulso de plântulas dispersas abundantemente de áreas próximas, D; sem qualquer mecanismo especial, com apenas dispersão moderada de um pequeno banco de sementes, N); e (ii) a capacidade de indivíduos se reproduzirem em face a competição (definida em termos de tolerância, T, em um extremo e intolerância, I, no outro). Assim, por exemplo, uma espécie pode ser classificada como SI se perturbações desencadeiam um pulso de plântulas a partir do banco de sementes, e se as plantas são intolerantes à competição (sendo incapaz de germinar e crescer quando em competição com indivíduos mais velhos ou mais avançados, tanto de sua própria espécie quanto de outras). As plântulas de tal espécie poderiam se estabelecer apenas imediatamente após uma perturbação, quando competidores são raros. Com certeza, um pulso de plântulas ajusta-se bem com tal existência pioneira. Um exemplo é a planta anual *Ambrosia artemisiifolia*, que freqüentemente aparece no início da sucessão em campos abandonados. Em contraste, a faia americana (*Fagus grandifolia*) poderia ser classificada como VT (capaz de regenerar vegetativamente a partir de fragmentos de raízes, e tolerante à competição, visto ser capaz de se estabelecer e reproduzir quando em competição com indivíduos mais velhos ou mais avançados de sua própria espécie ou de outras) ou NT (se nenhum fragmento permanecer, ela invadiria lentamente a área por meio de dispersão de sementes). Em ambos os casos, ela acabaria substituindo outras espécies e formaria com outras a vegetação 'clímax'. Noble e Slatyer argumentam que seria possível classificar todas as espécies em uma área de acordo com esses dois atributos vitais (aos quais talvez se pudesse adicionar longevidade como um terceiro). Dada essa informação, previsões bastante precisas podem ser feitas sobre a seqüência da sucessão.

Fogos iniciados por raios produzem perturbações naturais regulares em muitos ecossistemas em regiões áridas do mundo. Duas síndromes de resposta ao fogo, análogas às duas classes de recuperação após perturbação propostas por Noble e Slatyer, podem ser identificadas. As plantas com capacidade de rebrotamento possuem sistemas de raízes bem-desenvolvidos e bastante profundos e são capazes de sobreviver na forma de indivíduos. Por outro lado, indivíduos de plantas sem capacidade de rebrotamento em geral morrem após queimadas, embora consigam se restabelecer por germinação de sementes cuja dormência é quebrada pelo fogo (Bell, 2001). A proporção de espécies que podem ser classificadas como rebrotadoras é maior em florestas e em vegetação arbustiva no sudoeste da Austrália Ocidental (clima tipo Mediterrâneo) do que em regiões mais áridas do continente. Bell sugere que isso se deve ao fato de comunidades da Austrália Ocidental serem mais freqüentemente sujeitas a queimadas do que as outras áreas, de acordo com a hipótese de que intervalos curtos entre queimadas (em média, 20 anos ou menos em muitas áreas da Austrália Ocidental) promovem o sucesso de plantas rebrotadoras. Por outro lado, intervalos maiores entre queimadas possibilitam o acúmulo de maior biomassa combustível, fazendo com que as queimadas sejam mais intensas, matando as plantas rebrotadoras e favorecendo aquelas com estratégia de recuperação por meio de sementes.

Considerando de um ponto de vista evolutivo, pode-se sugerir que certos atributos vitais são de provável ocorrência conjunta com freqüência maior do que se poderia esperar ao acaso. Podemos presumir duas alternativas que podem aumentar a eficácia de um organismo na sucessão (Harper, 1977): (i) a espécie reage à pressão de seleção da competição e desenvolve características que possibilitem-na persistir por mais tempo na sucessão, isto é, ela responde à seleção *K*; ou (ii) ela pode desenvolver mecanismos mais eficientes de escape da sucessão e descobrir e colonizar outros locais adequados onde a sucessão esteja em estágio inicial, isto é, ela responde à seleção *r* (ver Seção 4.12). Portanto, de um ponto de vista evolutivo, devemos esperar que bons colonizadores sejam competidores fracos e vice-versa. Isso é evidente na Tabela 16.3, que lista algumas características fisiológicas que tendem a ser compartilhadas em plantas iniciais e tardias na sucessão.

16.6.6 O papel dos animais na sucessão

A estrutura de comunidades e a sucessão que se passa dentro delas tem sido tratada como um assunto essencialmen-

TABELA 16.3 Características fisiológicas de espécies de plantas sucessionais iniciais e tardias (segundo Bazzaz, 1979)

Atributo	*Plantas sucessionais iniciais*	*Plantas sucessionais tardias*
Dispersão de sementes no tempo	Bem dispersadas	Pouco dispersadas
Germinação de sementes		
aumentada por		
luz	Sim	Não
temperaturas flutuantes	Sim	Não
NO_3^- alto	Sim	Não
inibida por		
luz vermelho-distante	Sim	Não
concentração alta de CO_2	Sim	Não?
Intensidade de saturação da luz	Alta	Baixa
Ponto de compensação da luz	Alto	Baixo
Eficiência em intensidade luminosa baixa	Baixa	Alta
Taxas fotossintéticas	Altas	Baixas
Taxas de respiração	Altas	Baixas
Taxas de transpiração	Altas	Baixas
Resistências estomática e do mesofilo	Baixas	Altas
Resistência ao transporte de água	Baixa	Alta
Recuperação a partir de limitação de recursos	Rápida	Lenta
Taxas de obtenção de recursos	Rápidas	Lentas?

te botânico. Existem razões óbvias para isso. As plantas geralmente fornecem a maior parte da biomassa e a estrutura física das comunidades; além disso, elas não se escondem ou fogem, facilitando a construção de lista de espécies, determinação de abundância e detecção de mudanças. A enorme contribuição que as plantas fazem determinando as características da comunidade não se deve apenas ao seu papel como produtoras primárias, mas também como resultado da lentidão de sua decomposição. As plantas não contribuem apenas com biomassa para a comunidade, mas também são as maiores contribuintes de *necromassa*. Assim, a menos que a atividade de microrganismos e detritívoros seja rápida, a matéria vegetal morta acumula como serrapilheira ou turfa. Além disso, a dominância de árvores em tantas comunidades acontece porque estas acumulam matéria morta; a maior parte do tronco e galhos é constituída por tecidos mortos. A tendência, em muitos hábitats, de árvores sucederem vegetação herbácea vem em grande parte de sua capacidade de manter uma copa com folhas (e sistemas de raízes) sobre um esqueleto de sustentação predominantemente constituído de tecido morto (o cerne da madeira).

Corpos de animais decompõem muito mais rapidamente, embora existam situações em que suas carcaças, assim como as de plantas, podem determinar a estrutura e a sucessão de uma comunidade. Isso acontece quando o esqueleto do animal resiste à decomposição, como é o caso da acumulação de esqueleto calcificado durante o crescimento de corais. Um recife de coral, assim como uma floresta ou uma turfeira, obtém sua estrutura e determina sua sucessão por meio do acúmulo de seu passado morto. Corais formadores de recifes, assim como árvores em florestas, obtêm sua dominância em suas respectivas comunidades por manterem suas partes assimiladoras sobre tecido morto progressivamente mais alto. Em ambos os casos, os organismos possuem um efeito quase supremo sobre o ambiente abiótico e "controlam" as vidas dos outros organismos dentro dele. As comunidades de recifes de corais (dominadas por um animal, embora com uma planta simbionte) são tão estruturadas, diversificadas e dinâmicas quanto uma floresta tropical.

O fato de as plantas dominarem a maioria da estrutura e sucessão da comunidade não significa que animais sempre seguem a comunidade ditada pelas plantas. Isso geralmente acontece, é claro, pois as plantas fornecem o ponto inicial para todas as teias alimentares e determinam muito das características do ambiente físico em que os animais vivem. Existem, entretanto, situações em que animais determinam a estrutura da comunidade de plantas. Já vimos que insetos e roedores predadores de sementes podem desacelerar a sucessão em campos abandonados e dunas por causarem maior mortalidade de sementes de plantas tardias na sucessão. Um exemplo particularmente marcante do papel de animais, em uma escala bastante ampla, vem das savanas em Ndara, no Quênia. A vegetação de savana geralmente é controlada por pastadores. A exclusão experimental de elefantes de uma parcela da savana durante 10 anos mais que triplicou a densidade de árvores (trabalho de Oweyegha-Afundaduula, publicado em Deshmukh, 1986).

Mais freqüentemente, entretanto, animais são seguidores passivos da sucessão que ocorre entre plantas. Isso certamente é o caso em espécies de aves passeriformes na sucessão de campos abandonados (Figura 16.15). Fungos micorrízicos arbusculares (ver Seção 13.8.2), que mostram uma seqüência clara de substituição de espécies em solos associados com uma sucessão em campos abandonados (Johnson *et al.*, 1991), também podem ser seguidores passivos das plantas. Porém, isso não significa que as aves, que se alimentam de sementes, ou os fungos, que afetam o crescimento e a sobrevivência das plantas, não influenciam o curso da sucessão. Eles provavelmente influenciam.

Tordo norte-americano

Ave canora (*warbler*) cristada

Tangará de verão

Ave canora das pradarias

Cardeal

Pardal do campo

Pardal manchado

Tipo de comunidade

Campo descoberto | Campo | Capoeira | Floresta

Scutellospora spp.

Glomus spp.

Acaulospora elegans

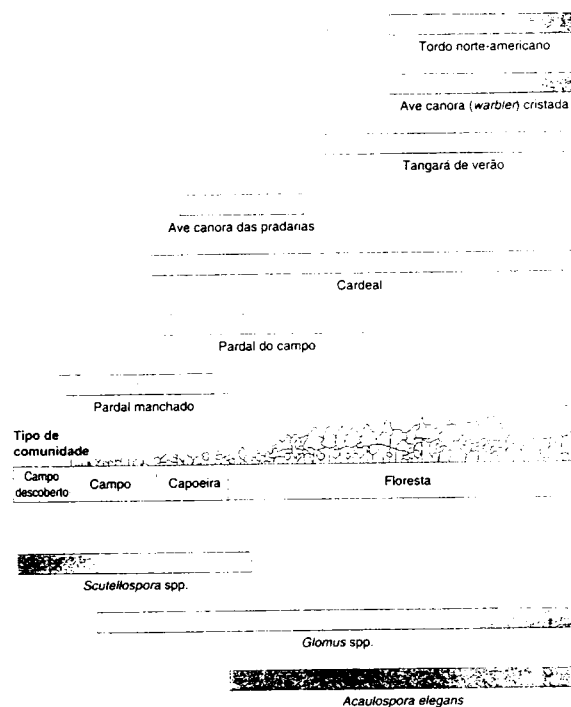



FIGURA 16.15 Acima: distribuição de espécies de aves ao longo de um gradiente de sucessão na região Piedmont da Geórgia, EUA. A intensidade da cor indica abundância relativa das aves. (segundo Johnston e Odum, 1956; de Gathreaux, 1978.) Abaixo: distribuição de micorrizas arbusculares-vesiculares nos solos associado a uma sucessão em campos abandonados em Minnesota. A intensidade da cor indica abundância relativa de esporos das espécies nos gêneros *Scutellospora*, *Glomus* e *Acaulospora* (segundo Johnson *et al.*, 1991).

16.6.7 Conceito de clímax

A sucessão chega a um fim? É claro que um equilíbrio estável irá ocorrer se indivíduos que morrem são substituídos um-a-um por jovens da mesma espécie. Em um nível um pouco mais complexo, modelos de Markov (ver Seção 16.5) mostram que uma composição de espécies estacionária deve, em teoria, ocorrer caso as probabilidades de substituição (de uma espécie por ela própria ou por qualquer uma das outras) permanecerem constantes no tempo.

O conceito de clímax possui uma longa história. Um dos pioneiros no estudo da sucessão, Frederic Clements (1916), defende a hipótese de que um clímax único irá predominar em uma dada região climática, sendo o ponto final de toda sucessão, não importando se o processo iniciou-se a partir de uma duna, um campo antigo abandonado ou mesmo um lago pequeno que gradualmente foi aterrado e progressivamente tendeu a atingir um clímax terrestre. Essa visão de *monoclímax* desafiou muitos ecólogos, entre os quais Tansley (1939), foi proeminente. A escola *policlímax* de pensamento reconhecia que o clímax local poderia ser determinado por um fator ou combinação de fatores: clima, condições de solo, topografia, fogo, etc. Portanto, uma única área climática poderia facilmente conter diversos tipos específicos de clímax. Posteriormente, Whittaker (1953) propôs sua hipótese de padrões de clímax. Ela consistia em uma continuidade de tipos de clímax, variando gradualmente ao longo de gradientes ambientais e não necessariamente separáveis em unidades discretas de clímaces. (Esta é uma extensão da abordagem de Whittaker para análise de gradientes de vegetação, discutidas na Seção 16.3.1.)

De fato, é difícil identificar uma comunidade clímácica estável no campo. Em geral, não podemos fazer nada mais do que dizer que a taxa de mudança na sucessão diminuiu ao ponto de qualquer mudança ser imperceptível para nós. Nesse contexto, a sucessão em substrato rochoso da região entre-marés ilustrada na Figura 16.12 é incomum pelo fato de a convergência para um clímax ter levado apenas alguns poucos anos. A sucessão em campos abandonados pode levar 100 a 500 anos até chegar a um "clímax". Entretanto, durante esse período, a probabilidade de ocorrência de queimadas ou furacões é tão alta que raramente o processo de sucessão chega a se completar. Se levarmos em consideração que comunidades florestais em regiões temperadas do norte, e provavelmente também nos trópicos, ainda estão se recuperando da última glaciação (ver Capítulo 1), é questionável a idéia de que vegetações atinjam o clímax freqüentemente na natureza.

16.7 [illegible] dinâmica de manchas

Uma floresta (ou um campo) que parece ter atingido uma estrutura de comunidade estável quando estudada em uma escala de hectares, sempre será um mosaico de sucessões em miniatura. Continuamente árvores caem ou uma touceira de grama morre, abrindo uma nova clareira, na qual uma nova sucessão se inicia. Um dos trabalhos mais influentes na história da ecologia foi intitulado *Padrões e processos em comunidades de plantas* (Watt, 1947). Alguns dos padrões de uma comunidade são causados por processos dinâmicos de mortes, substituições e micro-sucessões que em uma visão muito ampla podem ficar obscurecidos. Portanto, embora possamos distinguir padrões na composição de comunidades no espaço (ver Seção 16.3) e no tempo (ver Seção 16.4), com freqüência faz mais sentido considerar espaço e tempo conjuntamente.

Já vimos que perturbações que abrem clareiras são comuns em todos os tipos de comunidades. A formação de clareiras é obviamente de considerável importância para espécies sésseis ou sedentárias que necessitam de espaço livre. Entretanto, elas também têm se mostrado importantes para espécies vágeis, como invertebrados em leitos de riachos (Matthaei e Townsend, 2000). O conceito de dinâmica de manchas de comunidades vê o hábitat como um mosaico, com manchas sendo perturbados e recolonizados por indivíduos de diferentes espécies. Implícito na visão de dinâmica de manchas é o papel fundamental de perturbações como um mecanismo de reinicialização (Pickett e White, 1985). Uma mancha individual sem migração é, por definição, um sistema fechado, e qualquer extinção causada por perturbação seria permanente. Entretanto, extinções dentro de uma mancha em um sistema aberto não representam necessariamente o fim da história, devido à possibilidade de reinvasão proveniente de outras manchas.

Fundamental para a perspectiva de dinâmica de manchas é o reconhecimento da importância da migração entre manchas de hábitats. Isso pode envolver indivíduos adultos, embora muito freqüentemente o processo de maior importância seja a dispersão de propágulos de imaturos (sementes, esporos, larvas) e seu recrutamento em populações dentro de manchas de hábitats. A ordem de chegada e o nível relativo de recrutamento de espécies individuais podem determinar ou modificar a natureza e o resultado de interações interespecíficas da comunidade (Booth e Brosnan, 1995).

Na Seção 16.4.1, identificamos dois tipos fundamentalmente diferentes de situações dentro de comunidades: aquelas em que algumas espécies são competidores muito superiores são *controladas por dominância* (equivalente à sucessão) e aquelas em que todas as espécies possuem habilidades competitivas equivalentes são *controladas por fundação*. Dentro da abordagem de dinâmica de manchas, as dinâmicas dessas duas situações são diferentes e serão examinadas a seguir.

16.7.1 Comunidades controladas por dominância

Em modelos de dinâmica de manchas em que algumas espécies são competitivamente superiores às outras, o efeito da perturbação é trazer a comunidade de volta a um estágio inicial de sucessão (Figura 16.16). O espaço aberto é colonizado por um ou mais grupos de espécies oportunistas e características do início do processo de sucessão (p_1, p_2, etc., na Figura 16.16). Com o passar do tempo, mais espécies aparecem, freqüentemente aquelas com baixa capacidade de dispersão. Estas acabam amadurecendo e dominando o estágio intermediário de sucessão (m_1, m_2, etc.), enquanto muitas ou mesmo todas as espécies pioneiras são extintas. Ainda mais tarde, a comunidade readquire o estágio clímax quando todos os competidores mais eficientes (c_1, c_2, etc.) eliminam seus vizinhos. Nessa seqüência, a diversidade é inicialmente baixa, aumenta no estágio intermediário e em geral declina novamente no clímax. A clareira essencialmente sofre uma minissucessão.

Algumas perturbações são sincronizadas, ou estão em fase, sobre grandes áreas. Uma queimada em uma floresta pode destruir uma grande fração da comunidade clímax. A área como um todo procede através de uma sucessão praticamente sincrônica, com a diversidade aumentando durante a fase inicial e em seguida diminuindo, devido à exclusão competitiva conforme o clímax é atingido. Outras perturbações são muito menores e produzem um mosaico de manchas de hábitats. Se estas perturbações não são sincronizadas, a comunidade resultante é formada por um mosaico de manchas em diferentes estágios de sucessão. Um mosaico em clímax, produzido por perturbações não-sincronizadas, é muito mais rico em espécies do que uma área grande não-perturbada durante um longo período e ocupada por apenas uma ou poucas espécies dominantes climácicas. Towne

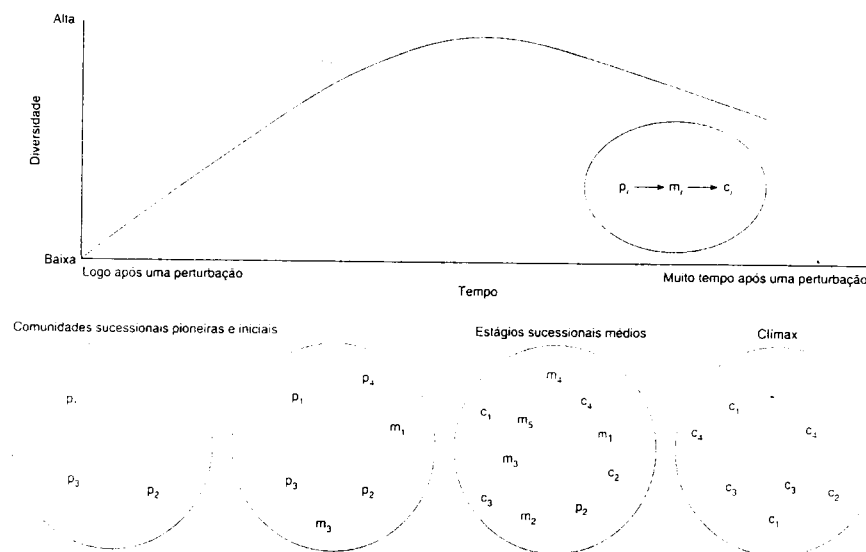



FIGURA 16.16 Minissucessão hipotética em uma clareira. A ocupação da clareira é razoavelmente previsível. No início, a diversidade é baixa e é composta pela chegada de algumas poucas espécies pioneiras (p_i); ela atinge o máximo em estágio intermediário da sucessão, quando coexistem, em mistura, espécies pioneiras, sucessionais intermediárias (m_i) e climácicas (c_i); e então diminui novamente devido à exclusão competitiva causada pelas espécies climácicas.

(2000) monitorou as plantas que se estabeleceram em pradarias onde grandes ungulados foram mortos (principalmente bisão, *Bos bison*). Os carniceiros removeram a maior parte dos tecidos das carcaças, embora quantidades consideráveis de fluidos corporais e produtos da decomposição tenham se infiltrado no solo. A descarga de nutrientes combinada com a morte da vegetação anterior produziu áreas perturbadas sem competidores nas quais os recursos eram excepcionalmente abundantes. As manchas também eram excepcionais porque o solo não foi perturbado (como teria sido no caso de um campo cultivado ter sido abandonado ou um texugo ter feito túneis); portanto, as plantas colonizadoras não se desenvolveram a partir do banco de sementes local. A natureza incomum das manchas perturbadas indica que muitas das espécies pioneiras são raras nas pradarias como um todo, e, ainda, que locais com carcaças contribuem para a diversidade de espécies e heterogeneidade da comunidade durante muitos anos.

16.7.2 Freqüência de formação de clareiras

A influência de perturbações sobre a comunidade depende muito da freqüência com que clareiras são abertas. Nesse contexto, a hipótese da perturbação intermediária (Connell, 1978; ver também a contribuição pioneira de Horn, 1975) propõe que a maior diversidade é mantida em níveis intermediários de perturbação. Imediatamente após uma perturbação severa, propágulos de umas poucas espécies pioneiras chegam ao espaço aberto. Se perturbações posteriores ocorrem freqüentemente, as clareiras não progredirão além do estágio de pioneiras na Figura 16.16, e a diversidade da comunidade como um todo será baixa. Conforme os intervalos entre perturbações aumentam, a diversidade também aumenta, pois existe tempo disponível para invasões de mais espécies. Em freqüências muito baixas de perturbação, a maior parte da comunidade alcançará e se manterá em clímax, com exclusão competitiva produzindo baixa diversidade. Isso é mostrado esquematicamente na Figura 16.17, que ilustra o padrão de riqueza em espécies esperado resultante de freqüências alta, intermediária e baixa de formações não-sincronizadas de clareiras, em manchas separadas e na comunidade como um todo.

A influência da freqüência de formação de clareiras foi estudada no sul da Califórnia por Sousa (1979a, 1979b), em uma comunidade de algas associadas a matacães de diferentes tamanhos na região entremarés. A ação de ondas perturba mais freqüentemente os matacães pequenos do que os grandes. Utilizando uma seqüência de fotografias, Sousa estimou a probabilidade de que um dado matacão seria movido durante o curso de um mês. A classe composta por matacães pequenos (que necessitam de uma força menor que 49 N para serem movidos) tinha uma probabilidade mensal de movimentação de 42%. A classe intermediária (que necessitava de uma força de 50 a 294 N) tinha uma probabilidade de movimentação muito menor, 9%. A última classe, composta principalmente por matacães grandes (que necessitavam de forças > 294 N) tinha uma probabilidade de movimentação de 0,1% por mês. A "suscetibilidade a perturbações" dos matacães teve de ser avaliada em termos da força necessária para movê-los, e não simplesmente da área da superfície superior. Isso porque algumas rochas que pareciam ser pequenas na verdade eram partes de matacães maiores parcialmente enterrados, enquanto alguns matacães grandes tinham formas irregulares e eram movidos com forças relativamente brandas. As três classes de matacães, (< 49, 50 a 294 e > 294 N) podem ser vistas como fragmentos expostos a freqüências decrescentes de perturbação por rolagem causada por ondas durante tempestades.

FIGURA 16.17 Representação diagramática da riqueza em espécies ao longo do tempo em três clareiras e na comunidade como um todo, em três freqüências de perturbação. As perturbações não são sincronizadas. As linhas tracejadas indicam fases de exclusão competitiva quando o clímax está próximo de ser atingido.

A riqueza em espécies aumentou durante estágios iniciais de sucessão, quando houve colonização por algas verdes pioneiras do gênero *Ulva* e por várias outras algas, mas declinou novamente no clímax devido à exclusão competitiva infligida pela alga vermelha perene *Gigartina canaliculata*. É importante observar que a mesma sucessão ocorreu em pequenos matacães que foram artificialmente estabilizados. Portanto, variações nas comunidades associadas à superfície de matacães de diferentes tamanhos não eram devidas simplesmente a efeitos de tamanho, mas sim devido a diferenças na freqüência com que eles eram perturbados.

Comunidades em matacães não-manipulados em cada uma das três classes de tamanho/suscetibilidade a perturbações foram avaliadas em quatro ocasiões. A Tabela 16.4 mostra que a porcentagem de espaço nu diminuiu de matacães pequenos para grandes, indicando o efeito de maior freqüência de perturbação em matacães pequenos. A riqueza média de espécies foi menor nos matacães pequenos regularmente perturbados. Estes eram geralmente dominados por *Ulva* spp. (e cracas, *Chthamalus fissus*). Os maiores valores de riqueza em espécies foram consistentemente registrados na classe de matacães intermediários. A maioria tinha uma mistura de três a cinco espécies abundantes de todos os estágios sucessionais. Os matacães maiores tinham uma média de riqueza em espécies menor que a classe intermediária, embora uma monocultura tenha ocorrido em apenas poucos matacães. *G. canaliculata* cobriu a maior parte da superfície das rochas.

Esses resultados oferecem forte suporte para a hipótese da perturbação intermediária, desde que estejamos interessados na freqüência de aparecimento de clareiras. Entretanto, devemos ser cuidadosos e não esquecer o fato de que isso é um processo altamente estocástico. Apenas por acaso alguns matacães pequenos não foram revirados durante o período de estudo. Estes poucos foram dominados pela espécie clímax *G. canaliculata*. No sentido oposto, dois matacães grandes, na avaliação feita em maio, foram revirados e dominados pela pioneira *Ulva*. Em média, entretanto, a riqueza em espécies e a composição em espécies seguiram o padrão previsto.

Esse estudo abordou uma única comunidade convenientemente composta por manchas identificáveis (matacães) que se tornavam clareiras (quando revirados por ondas) em intervalos curtos, intermediários e longos. A recolonização ocorreu principalmente a partir de propágulos derivados de outros fragmentos na comunidade. Devido ao padrão de perturbação, essa comunidade de matacães mista é mais diversa do que seria outra composta apenas por matacães grandes.

TABELA 16.4 Padrão sazonal de espaço nu e riqueza de espécies em matacães em três classes, categorizados segundo a força (em Newtons) necessária para movê-los (segundo Sousa, 1979b)

			Riqueza em espécies		
Datas do censo	*Classe do matacão (N)*	*Porcentagem de espaço descoberto*	*Média*	*Erro-padrão*	*Amplitude*
Novembro de 1975	< 49	78,0	1,7	0,18	1–4
	50–294	26,5	3,7	0,28	2–7
	> 294	11,4	2,5	0,25	1–6
Maio de 1976	< 49	66,5	1,9	0,19	1–5
	50–294	35,9	4,3	0,34	2–6
	> 294	4,7	3,5	0,26	1–4
Outubro de 1976	< 49	67,7	1,9	0,14	1–4
	50–294	32,2	3,4	0,40	2–7
	> 294	14,5	2,3	0,18	1–6
Maio de 1977	< 49	49,9	1,4	0,16	1–4
	50–294	34,2	3,6	0,20	2–5
	> 294	6,1	3,2	0,21	1–5

Perturbações em riachos freqüentemente acontecem na forma de movimentos do leito durante períodos de alta vazão. Devido a diferenças no regime de fluxo e no substrato do leito de riachos, algumas comunidades de riachos são perturbadas com mais freqüência e de forma mais ampla de que outras. Essa variação foi avaliada em 54 trechos de riachos no Rio Taieri, na Nova Zelândia (Townsend *et al.*, 1997), registrando-se a freqüência com que pelo menos 40% (escolhido arbitrariamente) do leito se movem e a porcentagem média de movimento (avaliada em cinco ocasiões durante um ano, usando partículas pintadas do tamanho daquelas no leito do riacho em questão). O padrão de riqueza em espécies de insetos seguiu aquele previsto pela hipótese de perturbação intermediária (Figura 16.18). É provável que a baixa riqueza em altas freqüências e intensidades de perturbação reflitam a incapacidade de muitas espécies persistirem em tais situações. Se a baixa riqueza em baixas freqüências e intensidades de perturbação é decorrente da exclusão competitiva, como proposto pela hipótese de perturbação intermediária, é algo que ainda permanece por ser testado.

16.7.3 Formação e ocupação de clareiras

Clareiras de diferentes tamanhos podem influenciar na estrutura da comunidade de formas distintas, devido aos mecanismos contrastantes de recolonização. Os centros de grandes clareiras possuem maior probabilidade de ser colonizados por espécies que produzem propágulos que se dispersam por grandes distâncias. Tal mobilidade é menos importante em clareiras pequenas, onde a maioria dos propágulos recolonizadores será produzida por indivíduos estabelecidos nas adjacências. As menores clareiras podem ser colonizadas simplesmente por movimentos laterais de indivíduos do entorno.

Os leitos de mexilhões da zona entremarés constituem excelentes oportunidades ao estudo de processos de formação e preenchimento de clareiras. Na ausência de perturbações, os leitos de mexilhões podem persistir como monoculturas extensas. Mais freqüentemente, eles são mosaicos em contínua

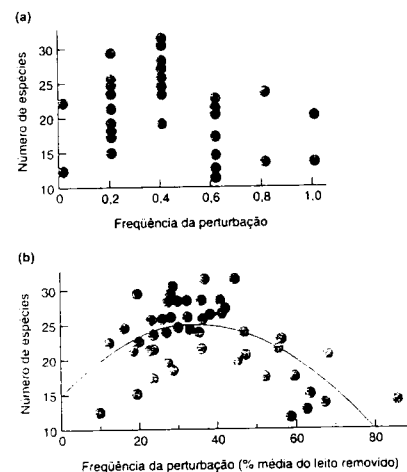



FIGURA 16.18 Relação entre riqueza em espécies de invertebrados e: (a) freqüência de perturbação – avaliada como o número de ocasiões durante 1 ano em que mais de 40% do leito foi movido (análise de variância significativa com $P < 0{,}0001$); e (b) intensidade de perturbação – porcentagem média do leito que foi movido (regressão polinomial ajustada, relação significativa com $P < 0{,}001$) em 54 riachos estudados na bacia do Rio Taieri, Nova Zelândia. Os padrões são essencialmente os mesmos; intensidade e freqüência de perturbação são fortemente correlacionadas (segundo Townsend *et al.*, 1997).

mudança de muitas espécies que habitam clareiras criadas pela ação de ondas. As clareiras podem aparecer virtualmente em qualquer lugar e podem existir durante anos como ilhas em um mar de mexilhões. O tamanho dessas clareiras por ocasião de sua formação varia desde um simples mexilhão até centenas de metros quadrados. Em geral, um mexilhão ou um grupo de mexilhões torna-se frágil ou machucado devido a doenças, predação, idade avançada ou, mais freqüentemente, pelo efeito de ondas durante tempestades ou pelo batimento de troncos. O preenchimento de clareiras inicia assim que elas são formadas.

Em um estudo experimental envolvendo leitos do mexilhão *Brachidontes solisianus* e *B. darwinius* no Brasil, Tanaka e Magalhães (2002) avaliaram os diferentes efeitos de tamanho de fragmento e a razão entre perímetro : área na dinâmica de sucessão. Em um experimento sobre um costão moderadamente exposto, eles criaram clareiras quadradas com diferentes áreas (devido às formas idênticas, quadrados maiores tinham razões menores de perímetro : área) (Tabela 16.5). Em uma praia próxima e fisicamente muito semelhante, eles criaram manchas de quatro formas diferentes e escolheram áreas para cada um de forma a produzirem razões de perímetro : área idênticas (Figura 16.19a). Observe que um círculo possui o maior perímetro por unidade de área entre qualquer tipo de forma. Os tamanhos das clareiras estavam dentro da amplitude de variação observada em clareiras naturais, e não eram diferentes entre as duas praias (Figura 16.19b).

Altas densidades da lapa* herbívora *Collisella subrugosa* foram observadas nas clareiras menores durante os seis meses após a formação das clareiras (Figura 16.19c). Clareiras pequenas, comparadas a clareiras médias e grandes, também foram mais rapidamente colonizadas por meio de migração lateral das duas espécies de mexilhões, mas com predomínio de *B. darwinius*. Após seis meses, as clareiras maiores tinham altas densidades da craca *Chthamalus bisinuatus* e abrigavam mais lapas em suas bordas, enquanto as áreas centrais tinham mais *Brachidontes*, recrutados a partir de larvas (Figura 16.19d). As clareiras com razões perímetro : área idênticas tiveram padrões de colonização muito semelhantes, apesar das diferenças em tamanho, o que enfatiza que as dinâmicas de colonização são determinadas principalmente pela distância das fontes adjacentes de colonizadores.

As lapas são provavelmente associadas às bordas de manchas, pois nestes locais elas estão menos vulneráveis a predadores visualmente orientados. A relação negativa entre a distribuição de lapas e cracas pode ser devida ao fato do primeiro deslocar esta última do substrato. Tanaka e Magalhães concluíram que o mexilhão *B. darwinius* é um colonizador mais efetivo de manchas perturbadas do que *B. solisianus* e sugerem

* N. de T. Também conhecida popularmente por chapeuzinho-chinês.

TABELA 16.5 Medidas de área, perímetro e razão perímetro : área de clareiras experimentais criadas em dois experimentos em costões semi-expostos no sudeste do Brasil (segundo Tanaka e Magalhães, 2002)

	Área (cm²)	*Perímetro (cm)*	*Razão perímetro : área*
Efeitos do tamanho da mancha			
Quadrado	25	20	0,8
Quadrado	100	40	0,2
Quadrado	400	80	0,2
Efeitos da forma da mancha			
Quadrado	100,0	40,0	0,4
Círculo	78,5	31,4	0,4
Retângulo	112,5	45,0	0,4
Setor	190,1	78,6	0,4

que *B. darwinius* dominaria gradualmente o costão inteiro se não fossem os eventos ocasionais de recrutamento maciço de *B. solisianus*.

O padrão de colonização de clareiras em leitos de mexilhões é repetido em quase todos os detalhes durante a colonização de clareiras criadas por animais cavadores de túneis ou manchas mortas por urina em regiões campestres. Inicialmente, a clareira recebe folhas pendentes de plantas adjacentes. O processo de colonização então inicia, por meio de avanços clonais a partir das bordas, fazendo com que clareiras muito pequenas sejam fechadas muito rapidamente. Em clareiras maiores, novos colonizadores podem aparecer na forma de sementes dispersas, ou germinar a partir do banco de sementes no solo. Após 2 a 3 anos a vegetação começa a adquirir as características que tinha antes da formação da clareira.

As clareiras criadas em florestas variam muito em tamanho. Clareiras induzidas por raios em florestas de mangue na República Dominicana, por exemplo, variam de 200 a 1.600 m² ou mais (Figura 16.20). Raios quase sempre matam grupos de árvores em um círculo de 20 a 30 m, restando árvores mortas em pé por vários anos. Em uma floresta dominada por mangue vermelho (*Rhizophora mangle*) e mangue branco (*Laguncularia racemosa*), e com alguns mangues pretos (*Avicennia germinans*), Sherman e colaboradores (2000) compararam o desempenho das três espécies em clareiras abertas por raios e sob a copa da floresta. A densidade de plântulas em clareiras e em floresta intacta não diferiu, embora a densidade de plantas jovens e a taxa de crescimento de todas as três espécies tenham sido muito maiores nas clareiras (Tabela 16.6). Entretanto, a regeneração de clareiras foi dominada por *R. mangle*, pois a sua taxa de mortalidade nesse ambiente é muito menor do que as das outras espécies. Sherman e colaboradores (2000) verificaram que a vegetação rasteira (*peat mat*) da floresta geralmente desaparecia após danos por raios, resultando em aumento no nível de água parada. Eles sugerem que o sucesso de *R. mangle* em clareiras é devido à sua alta tolerância a condições de alagamento.

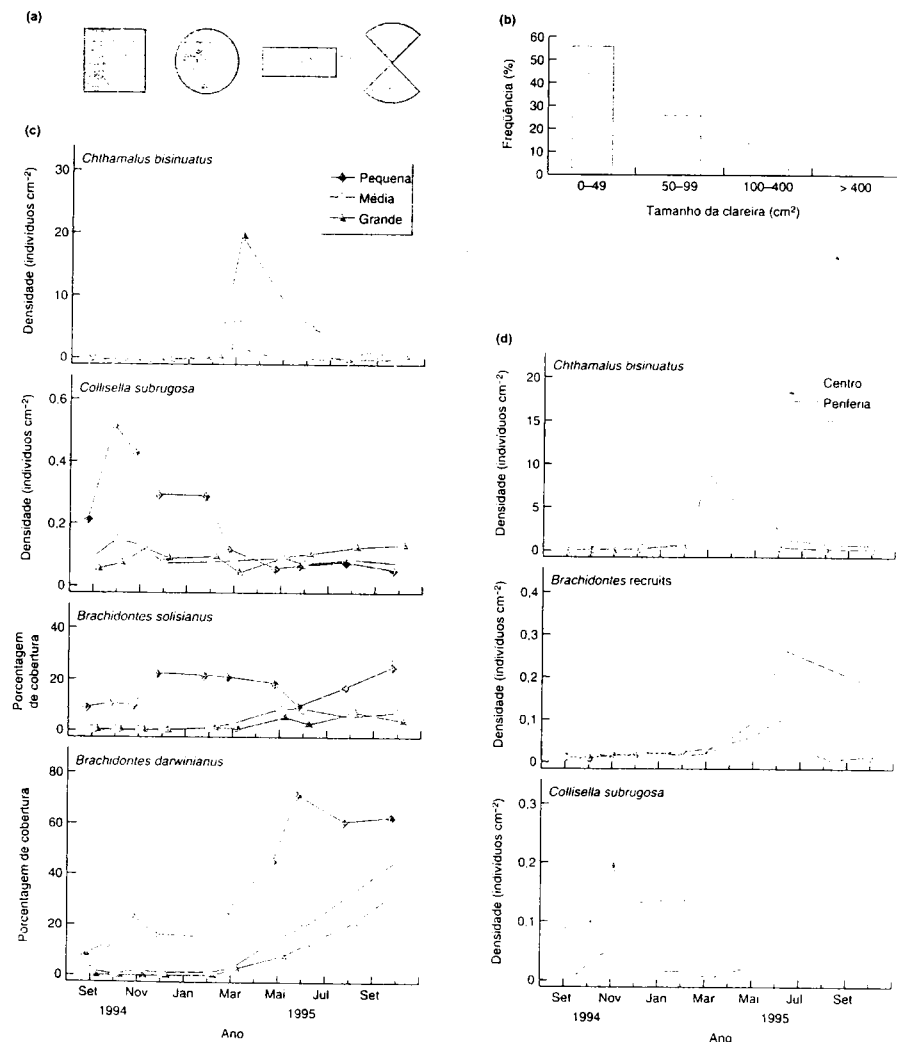



FIGURA 16.19 (a) As quatro formas usadas no experimento de mancha-forma: quadrado, círculo, retângulo e "setor" (ver Tabela 16.5). (b) Distribuição de tamanhos de clareiras naturais no leito de mexilhões. (c) Abundância média (± EP) de quatro espécies colonizadoras em clareiras experimentais pequenas, médias e grandes. (d) Recrutamento de três espécies na periferia (dentro de 5 cm a partir da borda da clareira) e no centro de clareiras de 400 cm² (segundo Tanaka e Magalhães, 2002).

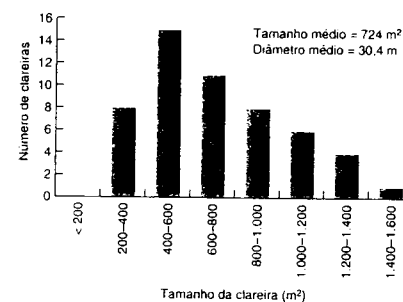



FIGURA 16.20 Distribuição de freqüências de clareiras criadas por raios em uma floresta tropical de mangues na República Dominicana (segundo Sherman *et al.*, 2000).

Outros organismos além de plantas também podem ser super-representados em clareiras. Em um estudo de floresta tropical pluvial na Costa Rica, Levey (1988) observou que aves nectarívoras e frugívoras eram mais abundantes em clareiras abertas por queda de árvores, refletindo o fato de plantas de sub-bosque em clareiras tenderem a produzir mais frutos durante um período mais longo do que indivíduos coespecíficos frutificando sob uma copa fechada.

16.7.4 Comunidades controladas por fundação

Em comunidades controladas por dominância, discutidas na Seção 16.7.1, havia a dicotomia familiar de seleção *r* e *K*, na qual a capacidade de colonização e o *status* competitivo eram inversamente relacionados. Em comunidades controladas por fundação, por outro lado, todas as espécies são boas colonizadoras e possuem essencialmente a mesma capacidade competitiva; portanto, dentro de uma mancha aberta por uma perturbação, espera-se que ocorra uma loteria competitiva e não uma sucessão previsível. Se muitas espécies são aproximadamente equivalentes em suas capacidades para invadir clareiras, são igualmente tolerantes às condições abióticas e podem impedir que outras espécies se estabeleçam durante seu período de vida, então a probabilidade de haver exclusão competitiva é bastante reduzida em ambientes em que clareiras aparecem de maneira contínua e aleatória. Uma condição adicional para a coexistência é que o número de jovens que invadem e ocupam as clareiras não seja consistentemente maior em populações parentais que produzem maior prole. Caso isso aconteça, a espécie mais produtiva iria monopolizar o espaço mesmo em um ambiente continuamente perturbado.

Se essas condições idealizadas são cumpridas, é possível prever como a ocupação de uma séria de clareiras mudará ao longo do tempo (Figura 16.21). Em cada ocasião que um organismo morre (ou é morto) a clareira é reaberta para invasão. Todas as substituições imagináveis são possíveis, e a riqueza de espécies será mantida em um nível alto. Algumas comunidades de peixes de recifes nos trópicos podem se encaixar nesse modelo (Sale, 1977, 1979). Elas são extremamente diversas. Por exemplo, o número de espécies de peixes na Grande Barreira de Corais varia desde 900, no sul, até 1.500, no norte, com mais de 50 espécies residentes sendo registradas em uma única mancha de recife de 3 m de diâmetro. É provável que apenas uma proporção dessa diversidade seja devida à partição de recursos alimentares e espaço – de fato, as dietas das muitas espécies coexistentes são bastante semelhantes. Nessa comunidade, espaço habitável livre parece ser o fator limitante crucial. Tais espaços são produzidos de forma imprevisível no espaço e no tempo quando uma espécie morre ou é morta. As estratégias de vida das espécies se encaixam nesse tipo de situação. Elas se reproduzem freqüentemente, algumas vezes ao longo de todo o ano, e produzem numerosas formas dispersoras, como ovos ou larvas. Pode-se dizer que as espécies competem em uma loteria por espaço habitável em que larvas são os tíquetes, que os primeiros a chegarem no espaço livre conquistam o local, crescem rapidamente e o dominam durante todo o seu período de vida.

Três espécies herbívoras de peixes pomacentrídeos co-ocorrem na face superior do Recife Heron, parte da Grande Barreira de Corais a leste da Austrália. Dentro de manchas, o espaço disponível é ocupado por uma série de territórios contíguos que geralmente não se sobrepõem, cada um com área de até 2 m², mantido por indivíduos de *Eupomacentrus apicalis*, *Plectroglyphidodon lacrymatus* e *Pomacentrus wardi*. Os indivíduos mantêm os territórios durante as fases juvenil e adul-

TABELA 16.6 Tamanho inicial e taxas de crescimento e de mortalidade, durante o período de um ano, de plantas jovens de três espécies de mangue em clareiras abertas por raios e em florestas de mangue com dossel intacto (segundo Sherman *et al.*, 2000)

	Diâmetro inicial da planta jovem (cm ± EP)		Taxa de crescimento-aumento de diâmetro (cm ± EP)		Mortalidade (%)	
	Clareiras	Dossel	Clareiras	Dossel	Clareiras	Dossel
Rhizophora mangle	1,9 ± 0,06	2,3 ± 0,06	0,58 ± 0,03	0,09 ± 0,01	9	16
Laguncularia racemosa	1,7 ± 0,11	1,8 ± 0,84	0,46 ± 0,04	0,11 ± 0,06	32	40
Avicennia germinans	1,3 ± 0,25	1,7 ± 0,45	0,51 ± 0,04	–	56	88

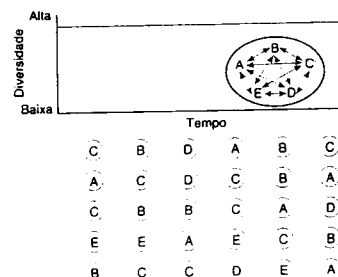



FIGURA 16.21 Loteria competitiva hipotética: ocupação de clareiras que periodicamente se tornam disponíveis. Cada uma das espécies A a E possui a mesma probabilidade de ocupar uma clareira, independentemente da identidade do ocupante anterior. A riqueza em espécies permanece alta e relativamente constante.

ta, defendendo-os contra uma ampla gama de espécies predominantemente herbívoras, incluindo coespecíficos. Parece não existir tendência de um espaço inicialmente mantido por uma espécie ser ocupado, após sua morte, pela mesma espécie. Também não existe qualquer evidência de uma seqüência sucessional (Tabela 16.7). *P. wardi* tanto recrutou quanto perdeu indivíduos em uma taxa maior do que a das duas outras espécies, embora todas as três espécies pareçam ter recrutado em um nível suficiente para compensar suas taxas de perdas e manter uma população de indivíduos reprodutivos residentes.

Desse modo, a manutenção da alta diversidade em recifes depende, ao menos em parte, da imprevisibilidade do suprimento de espaço habitável; e contanto que todas as espécies ganhem em alguns momentos e em alguns locais, elas continuarão a produzir larvas para o plâncton e, portanto, para a loteria dos novos sítios. Uma situação análoga foi proposta para os altamente diversos campos gredosos da Grã Bretanha (Grubb, 1977) e mesmo para árvores em clareiras de florestas temperadas e tropicais (Busing & Brokaw, 2002). Qualquer pequena clareira que aparece é rapidamente explorada – por uma semente, em um campo, e, com freqüência, por uma planta jovem em uma floresta. Nesses casos, os tíquetes da loteria são plantas jovens ou sementes (tanto no ato de dispersão quanto como componentes do banco de sementes persistentes no solo). Quais sementes ou plantas jovens se desenvolvem em plantas estabelecidas e, portanto, quais espécies ocupam a clareira, pode depender de um elemento aleatório, visto que muitas espécies se sobrepõem em suas necessidades de crescimento. As plantas que obtêm sucesso estabelecem-se rapidamente, mantendo o domínio sobre o fragmento durante seu período de vida de maneira similar aos peixes de recifes descritos acima.

TABELA 16.7 Número de indivíduos de cada espécie observada ocupando locais, ou parte de locais, que ficaram desocupados devido à perda de espécies residentes durante o inter-período imediatamente anterior aos censos. Os locais desocupados devido à perda de 120 residentes foram reocupados por 131 peixes; a espécie do novo ocupante não é dependente da espécie do residente anterior

	Reocupado por		
Residente perdido	*E. apicalis*	*P. lacrymatus*	*P. wardi*
Eupomacentrus apicalis	9	3	19
Plectroglyphidodon lacrymatus	12	5	9
Pomacentrus wardi	27	18	29

16.6 Conclusões: a necessidade de uma perspectiva da paisagem

A hipótese de loteria e a noção de comunidades controladas por fundação foram passos importantes no desenvolvimento de nossa compreensão das variadas dinâmicas de comunidade que podem ocorrer. Entretanto, elas devem ser vistas não como regras rígidas e rápidas às quais as comunidades estão sujeitas, mas sim como extremos em um *continuum* entre controles por dominância e fundação. Comunidades reais podem estar próximas a um ou outro extremo deste *continuum*, embora na realidade as espécies ou manchas componentes possam ser controladas por dominância ou fundação dentro da mesma comunidade. Por exemplo, Syms e Jones (2000), em um estudo de manchas de recifes na Grande Barreira de Corais, reconheceram que mais da metade da variação em composição de espécies de peixes dentro de recifes não pôde ser explicada, sendo, portanto, atribuída a fatores estocásticos como aqueles enfatizados na hipótese de loteria. Entretanto, uma proporção significativa da variação pode ser explicada por necessidades específicas de hábitat das espécies constituintes.

De maneira geral, nenhuma comunidade é verdadeiramente o sistema homogêneo e temporalmente invariável descrito pela matemática simples do modelo de Lotka-Volterra e exemplificado por experimentos de microcosmos em laboratório, embora algumas sejam menos variáveis do que outras. Na maioria das comunidades reais, a dinâmica das populações será espacialmente distribuída, e a variação temporal estará presente. Em um sistema fechado composto por apenas uma mancha, extinções de espécies podem ocorrer devido a duas razões bem diferentes: (i) como resultado de instabilidade biótica causada por exclusão competitiva, superexploração e outras interações entre espécies fortemente desestabilizadoras; ou (ii) como resultado de instabilidade ambiental causada por perturbações imprevisíveis e mudanças em condições. Quando integramos fragmentos instáveis desses dois tipos em um sistema aberto de uma grande paisagem (consistindo em muitas manchas em diferentes fases), podem resultar comunidades ricas em espécies (DeAngelis e Waterhouse, 1987). Isso é a principal mensagem emergente da perspectiva de dinâmica de manchas e de sua correspondente em escalas maiores, a "ecologia de paisagem" (Wiens *et al.*, 1993), enfatizando a importância da escala espacial em que observamos comunidades e a natureza aberta da maioria delas. Observe a forte ligação entre a visão de dinâmica de manchas para organização de comunidades e a teoria de metapopulações, que trata dos efeitos na dinâmica de populações quando a dividimos em fragmentos (ver Seção 6.9). Em um modelo combinando dinâmicas de extinção-colonização (a abordagem de metapopulações) com a dinâmica de sucessão em manchas, Amarasekare e Possingham (2001) mostraram que a persistência de uma espécie na paisagem depende: (i) da taxa líquida em que manchas adequadas surgem em relação à capacidade de colonização da espécie; assim como (ii) da longevidade dos estágios dormentes (p. ex., banco de sementes) em relação à freqüência de perturbação.

O desenvolvimento futuro de idéias sobre dinâmica de manchas provavelmente abordará as conseqüências de múltiplas classes de perturbação. Steinauer e Collins (2001) fizeram uma contribuição inicial mostrando que perturbações causadas por depósito de urina e pastejo por bisão (*Bos bison*) interagem entre si. As abundâncias de quatro espécies comuns de gramíneas, e de todas elas combinadas, aumentaram em manchas com urina em pradarias não-pastejadas. Entretanto, a abundância da gramínea *Andropogon gerardii*, e de todas as gramíneas combinadas, diminuiu em manchas com urina em pradarias pastejadas. A mudança de dinâmica reflete o fato de bisões preferirem pastejar em manchas com urina. Adicionalmente, áreas pastejadas iniciadas em fragmentos com urina tendem a se expandir para bem além da área com deposição de urina, aumentando o tamanho e a severidade da perturbação por pastejo.

Por fim, assim como podemos facilmente ver como as dinâmicas de comunidades podem variar de acordo com a ordem em que espécies colonizadoras aparecem após uma perturbação, podemos observar que a ordem em que diferentes tipos de perturbações ocorrem também podem afetar o resultado final. Fukami (2001) avaliou esse tópico introduzindo duas classes de perturbações (secas ou adição de larvas de mosquitos predadores) em várias seqüências em microcosmos de protistas e pequenos metazoários (análogos a comunidades naturais em ocos de bambus quebrados) em laboratório. Seqüências diferentes de perturbações levaram os microcosmos a trajetórias sucessionais diferentes, algumas vezes resultando em divergentes composições finais de comunidades (tanto em riqueza em espécies quanto em abundância relativa das espécies componentes). Isso é ilustrado graficamente por diagramas de ordenação (ver Seção 16.3.2) que mostram a seqüência de posições das comunidades no mesmo espaço de ordenação em que foram aplicados experimentos com diferentes seqüências de perturbações (Figura 16.22). Talvez seja freqüentemente o caso de necessitarmos saber a história de perturbações para

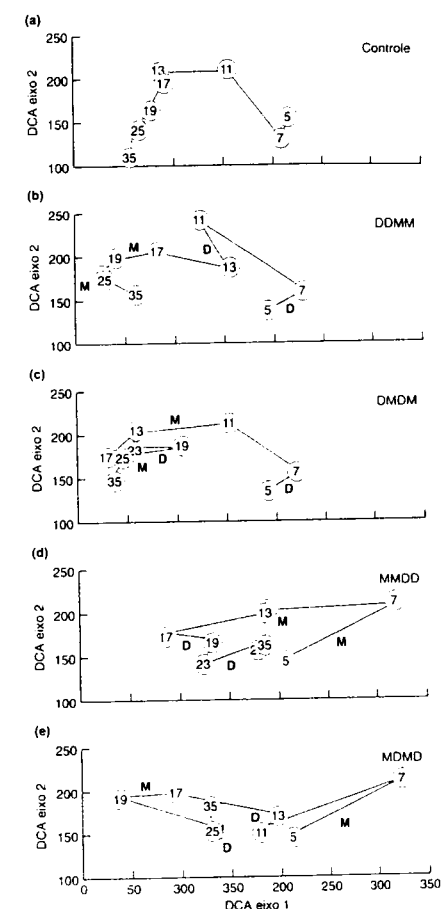



FIGURA 16.22 Mudanças temporais na composição de espécies e abundância relativa de microcosmos compostos por uma mistura de protistas e metazoários. A mudança é expressa em diagramas de ordenação produzidos por uma técnica chamada análise de correspondência destendenciada (*detrended correspondence analysis*, DCA). (Lembre que ordenação é um tratamento matemático que possibilita que comunidades sejam organizadas em um diagrama de tal forma que aquelas mais semelhantes em composição em espécies e abundância relativa sejam posicionadas em locais próximos. Por outro lado, comunidades que diferem substancialmente na importância relativa de um grupo similar de espécies, ou que possuem grupos de espécies muito diferentes, sejam posicionadas em locais distantes.) Os pontos no diagrama são dados médios dos escores de ordenação obtidos em dias diferentes do experimento (do dia 5 até o dia 35). A letra D indica períodos de perturbação por seca, e a letra M, perturbação por mosquitos. (a a e) Resultados do controle e das perturbações impostas em diferentes seqüências (segundo Fukami, 2001).

prevermos as respostas das comunidades às perturbações a serem impostas no futuro (como mudanças globais de clima).

Resumo

A comunidade é uma assembléia de populações de espécies que ocorrem juntas no espaço e no tempo. A ecologia de comunidades procura entender a maneira pela qual grupos de espécies são distribuídos na natureza, e como eles são influenciadas pelo ambiente abiótico e por interações entre espécies.

Iniciamos explicando como a estrutura de comunidades pode ser medida e descrita, em termos de composição de espécies, riqueza em espécies, diversidade, equabilidade (regularidade) e diagramas de abundância relativa.

O estudo de padrões de comunidades no espaço progrediu das subjetivas "análises de gradientes" para abordagens matemáticas objetivas ("classificação" e "ordenação"), as quais permitem a exploração sistemática das relações entre composição de espécies e fatores abióticos. Observamos que a maioria das comunidades não é definida por limites nítidos, em que um grupo de espécies é abruptamente reposto por outro. Adicionalmente, uma dada espécie que ocorre em uma associação previsível possivelmente também ocorrerá com outro grupo de espécies sob condições diferentes em outros locais.

Assim como as importâncias relativas das espécies variam no espaço, os padrões de abundâncias variam no tempo. Uma espécie em particular pode ocorrer em locais onde ela é capaz de chegar, onde existam condições apropriadas e recursos e onde competidores, predadores e parasitos não impeçam sua ocorrência. Uma seqüência temporal no aparecimento e desaparecimento de espécies, portanto, necessita que condições, recursos e/ou influência de inimigos variem com o tempo. Enfatizamos e explicamos padrões de comunidades após uma perturbação. Algumas vezes esses padrões são previsíveis (sucessão, controle de dominância); em outras, são altamente estocásticos (controle por fundação).

Embora possamos discernir e freqüentemente explicar padrões em composição de comunidades no espaço e no tempo, é desejável considerar espaço e tempo conjuntamente. O conceito de dinâmica de manchas de comunidades interpreta a paisagem como em mosaico, com manchas sendo perturbados e recolonizados por indivíduos de várias espécies. Implícitos nessa visão são os papéis críticos de perturbação como um mecanismo de reinicialização, e de migração entre fragmentos de hábitat. As dinâmicas de comunidades em paisagens em mosaico de manchas são fortemente influenciadas pela freqüência de formação de clareiras e pelo tamanho e forma destas clareiras em relação às propriedades de colonização e competição das espécies envolvidas.

Capítulo 17

O Fluxo de Energia Através dos Ecossistemas

Todas as entidades biológicas necessitam de matéria para sua construção e energia para suas atividades. Isto é verdadeiro não apenas para os organismos individualmente, mas também para as populações e comunidades que eles formam na natureza. A importância intrínseca dos fluxos de energia (Capítulo 17) e de matéria (Capítulo 18) significa que os processos das comunidades são fortemente vinculados ao ambiente abiótico. O termo *ecossistema* é usado para denotar a comunidade biológica *junto com* o ambiente abiótico em que ela está estabelecida. Assim, os ecossistemas normalmente incluem produtores primários, decompositores e detritívoros, uma certa quantidade de matéria orgânica morta, herbívoros, carnívoros e parasitos *mais* o ambiente fisicoquímico que proporciona as condições para a vida e atua como uma fonte e um dreno para energia e matéria. Portanto, como acontece com todos os capítulos na Parte 3 deste livro, nosso tratamento se apóia no conhecimento de organismos individualmente em relação às condições e aos recursos (Parte 1), junto com as diferentes interações que as populações têm entre si (Parte 2).

Um artigo clássico de Lindemann (1942) lançou os fundamentos de uma ciência denominada energética ecológica. Ele tentou quantificar o conceito de cadeias e teias alimentares, considerando a eficiência de transferência entre níveis tróficos – da radiação incidente recebida por uma comunidade, passando por sua captação por plantas verdes em fotossíntese, até sua utilização subseqüente por herbívoros, carnívoros e decompositores. O artigo de Lindemann foi um catalisador importante para o Programa Biológico Internacional (IBP, *International Biological Programme*), que, com a visão voltada para o bem-estar humano, tinha como propósito compreender a base biológica da produtividade de áreas continentais, de água doce e marinha (Worthington, 1975). O IBP propiciou aos biólogos de todo o mundo a primeira oportunidade de trabalharem juntos na direção de um objetivo comum. Mais recentemente, um outro tema premente estimulou novamente a ação da comunidade ecológica. O desmatamento, a queima de combustíveis fósseis e outras influências humanas difusas estão causando mudanças drásticas no clima global e na composição atmosférica, podendo, por sua vez, influenciar os padrões de produtividade em escala global. Muito do trabalho em curso sobre produtividade tem um objetivo principal de fornecer a base para prever os efeitos de mudanças no clima, composição atmosférica e uso da terra sobre ecossistemas terrestres e aquáticos (aspectos que serão tratados no Capítulo 22).

Nas décadas seguintes ao clássico trabalho de Lindemann, ocorreu um avanço progressivo em tecnologia para estimar a magnitude da produtividade. Os primeiros cálculos em ecossistemas terrestres envolveram medições seqüenciais da biomassa de plantas (geralmente apenas as partes acima da superfície do solo) e estimativas da eficácia de transferência de energia entre níveis tróficos. Em ecossistemas aquáticos, as estimativas de produção se basearam em mudanças nas concentrações de oxigênio ou dióxido de carbono medidas em ambientes experimentais fechados. A crescente sofisticação das medições, *in situ*, das concentrações de clorofila e dos gases envolvidos na fotossíntese, associada ao desenvolvimento de técnicas de sensoriamento remoto por imagem de satélite, permitem atualmente a extrapolação de resultados locais para a escala global (Field *et al.*, 1998). Assim, os sensores de satélite podem medir a cobertura vegetal sobre o continente e as concentrações de clorofila no mar, a partir das quais as taxas de absorção da luz são calculadas e, baseado em nosso entendimento sobre a fotossíntese, estas são convertidas em estimativas de produtividade (Geider *et al.*, 2001).

Antes de prosseguir, é necessário definir alguns novos termos. Os corpos dos organismos vivos em uma unidade de área constituem uma *colheita em pé* de biomassa. Por *biomas-*

sa entendemos a massa de organismos por unidade de área de solo (ou por unidade de área ou unidade de volume de água) e ela é geralmente expressa em unidades de energia (p. ex., J m^{-2}) ou matéria orgânica seca (p. ex., t ha^{-1}) ou carbono (p. ex., g C m^{-2}). A grande maioria da biomassa em comunidades é quase sempre formada por plantas, que são os produtores primários de biomassa devido à sua quase única capacidade de fixar carbono na fotossíntese. (Falamos em "quase única" porque a fotossíntese bacteriana e a quimiossíntese podem também contribuir na formação de biomassa.) A biomassa inclui os corpos dos organismos, mesmo que partes deles estejam mortas, o que é importante lembrar-se quando consideramos comunidades florestais, cuja biomassa predominante é constituída do cerne e da casca morta das árvores. A fração viva de biomassa representa o capital ativo capaz de provocar interesse sob forma de novo crescimento, e a fração morta é incapaz de novo crescimento. Na prática, incluímos na biomassa todas aquelas partes, vivas ou mortas, que estão vinculadas ao organismo vivo. Eles deixam de ser biomassa quando se desprendem e se tornam serrapilheira, húmus ou turfa.

A *produtividade primária* de uma comunidade é a taxa com que a biomassa é produzida por unidade de área pelos vegetais, os produtores primários. Ela pode ser expressa em unidades de energia (p. ex., J m^{-2} dia^{-1}) ou de matéria orgânica seca (p. ex., kg ha^{-1} ano^{-1}) ou carbono (p. ex., g C m^{-2} ano^{-1}). A fixação total de energia pela fotossíntese é referida como produtividade primária bruta (PPB). Uma parte deste total é continuamente respirada pelos vegetais (autótrofos) e é perdida pela comunidade como calor respiratório (RA – *respiração autotrófica*). A diferença entre PPB e RA é conhecida como *produtividade primária líquida* (PPL) e representa a taxa real de produção de nova biomassa que fica disponível para o consumo de organismos heterotróficos (bactérias, fungos e animais). A taxa de produção de biomassa por heterótrofos é denominada *produtividade secundária*.

Uma outra maneira de considerar o fluxo de energia em ecossistemas envolve o conceito de *produtividade líquida do ecossistema* (PLE, usando as mesmas unidades da PPB ou PPL). Isto reconhece que o carbono fixado na PPB pode sair do sistema como carbono inorgânico (geralmente dióxido de carbono) via respiração autotrófica (RA) ou, após consumo pelos heterótrofos, via *respiração heterotrófica* (RH) – esta última consistindo em respiração por bactérias, fungos e animais. A *respiração do ecossistema* (RE), na sua totalidade, é a soma de RA e RH. A PLE, então, é igual a PPB-RE. Quando PPB excede RE, o ecossistema fixa carbono mais rapidamente do que o libera e, portanto, atua como um dreno de carbono. Quando RE excede PPB, o carbono é liberado mais rapidamente do que é fixado, e o ecossistema é uma fonte líquida de carbono. Pode parecer paradoxal que a taxa de respiração do ecossistema supere a PPB. No entanto, é importante observar que um ecossistema pode receber matéria orgânica de outras fontes além da sua própria fotossíntese – via importação de matéria orgânica morta produzida em outro local. A matéria orgânica produzida pela fotossíntese dentro dos limites de um ecossistema é conhecida como *autóctone*, e a importada é denominada *alóctone*.

A seguir, trataremos primeiro dos padrões de produtividade primária em grande escala (Seção 17.2), antes de considerar os fatores que limitam a produtividade em comunidades terrestres (Seção 17.3) e aquáticas (Seção 17.4). Depois, retornaremos ao destino da produtividade primária e consideraremos o fluxo de energia através de teias alimentares (Seção 17.5), enfatizando a importância relativa de sistemas pastejadores e decompositores (no Capítulo 20, voltaremos às teias alimentares e suas interações populacionais detalhadas). Por fim, retornaremos às variações, sazonais e de prazo mais longo, no fluxo de energia através dos ecossistemas.

17.2 Padrões de produtividade primária

A produção primária líquida do planeta é estimada em cerca de 105 petagramas de carbono por ano (1 Pg = 10^{15} g) (Geider *et al.*, 2001). Deste total, 56,4 Pg C ano^{-1} são produzidos em ecossistemas terrestres, e 48,3 Pg C ano^{-1}, em ecossistemas aquáticos (Tabela 17.1). Assim, embora os oceanos cubram cerca de dois terços da superfície do globo, eles são responsáveis por menos do que a metade da sua produção. Por outro lado, as florestas pluviais tropicais e as savanas representam cerca de 60% da PPL terrestre, refletindo as grandes áreas cobertas por estes biomas e seus níveis elevados de produtividade. Toda atividade biológica é essencialmente dependente da radiação solar recebida, mas a radiação solar sozinha não determina a produtividade primária. Em termos bem amplos, o ajuste entre radiação solar e produtividade está longe de ser perfeito, porque a radiação incidente pode ser capturada eficientemente só quando a água e os nutrientes estão disponíveis e as temperaturas estão na faixa apropriada ao crescimento vegetal. Muitas áreas de terra recebem radiação abundante, mas carecem de quantidades adequadas de água, e a maioria das áreas oceânicas é deficiente em nutrientes minerais.

17.2.1. Tendências latitudinais na produtividade

Nos biomas florestais do mundo, pode ser observada uma tendência latitudinal de produtividade crescente, partindo das condições boreais, passando pelas temperadas, até as tropicais (Tabela 17.2). No entanto, existe também uma variação considerável, devido principalmente às diferenças na disponibilidade de água, topografia local e alterações associadas ao microclima. A mesma tendência latitudinal (e variações locais) é observada na produtividade de acima da superfície do solo de comunidades campestres (Figura 17.1). Observe as diferenças consideráveis na importância relativa da produtividade acima e abaixo da superfície do solo nos diferentes biomas campestres. Tecnicamente, é difícil estimar a produtividade abaixo da superfície do solo, e os primeiros registros da PPL muitas vezes ignoraram ou subestimaram os valores reais. No que se refere às comunidades aquáticas, é evidente uma tendência latitudinal em lagos (Brylinski e Mann, 1973), mas não em oceanos, onde com mais freqüência a produtividade pode ser limitada por uma escassez de nutrientes – produtividade muito alta ocorre em comunidades marinhas onde há ressurgências de águas ricas em nutrientes, mesmo em latitudes elevadas e temperaturas baixas.

As tendências gerais relacionadas à latitude sugerem que a radiação (um recurso) e a temperatura (uma condição) podem muitas vezes limitar a produtividade de comunidades. Todavia, outros fatores freqüentemente restringem a produtividade dentro de limites ainda mais estritos.

TABELA 17.1 Produção primária líquida (PPL), por ano, para os principais biomas e para o total do planeta (em unidades de petagramas de C) (de Geider *et al.*, 2001)

Aquáticos	*PPL*	*Terrestres*	*PPL*
Oceanos tropicais e subtropicais	13,0	Florestas pluviais tropicais	17,8
Oceanos temperados	16,3	Florestas caducifólias latifoliadas	1,5
Oceanos polares	6,4	Florestas mistas de latifoliadas e de folhas aciculares	3,1
Costeiros	10,7	Florestas perenifólias de folhas aciculares	3,1
Marismas/estuários/plantas marinhas	1,2	Florestas caducifólias de folhas aciculares	1,4
Recifes de coral	0,7	Savanas	16,8
		Campos perenes	2,4
		Arbustos latifoliados com solo descoberto	1,0
		Tundra	0,8
		Deserto	0,5
		Cultivos	8,0
Total	48,3	Total	56,4

TABELA 17.2 Produtividade primária bruta (PPB) de florestas em diferentes latitudes na Europa, na América do Norte e na América do Sul, estimada pela soma da produtividade líquida do ecossistema e respiração do ecossistema (calculadas a partir dos fluxos de CO_2 medidos nos dosséis dessas florestas – apenas uma estimativa de floresta tropical foi incluída pelos revisores) (dos dados de Falge *et al.*, 2002).

Tipo de floresta	*Gama das estimativas da PPG (g C m^{-2} ano^{-1})*	*Média das estimativas (g C m^{-2} ano^{-1})*
Floresta fluvial tropical	3.249	3.249
Floresta decídua temperada	1.122-1.507	1.327
Floresta de coníferas temperada	922-1.924	1.499
Floresta caducifólia temperada fria	903-1.165	1.034
Floresta boreal de coníferas	723-1.691	1.019

17.2.2 Tendências sazonais e anuais na produtividade primária

As grandes amplitudes na produtividade na Tabela 17.2 e os amplos intervalos de confiança na Figura 17.1 enfatizam a variação considerável que existe em uma determinada categoria de ecossistemas. É importante observar também que a produtividade varia anualmente em um único local (Knapp e Smith, 2001). Isto é ilustrado na Figura 17.2 para uma lavoura em clima temperado, um campo tropical e uma savana tropical. Sem dúvida, tais flutuações anuais refletem a variação, anualmente em dias sem nuvens, na temperatura e na pluviosidade. Em uma escala temporal menor, a produtividade reflete variações sazonais nas condições, especialmente em relação às conseqüências da temperatura para a duração da estação de crescimento. Por exemplo, o período em que a PPB diária é alta persiste por mais tempo em situações temperadas do que em boreais (Figura 17.3). Além disso, a estação de crescimento é mais extensa, mas a amplitude da mudança sazonal é menor em perenifólias de coníferas do que nas suas correlatas caducifólias (onde a estação de crescimento é encurtada pela queda de folhas no outono).

17.2.3 Produções autóctone e alóctone

Todas as comunidades bióticas dependem de um fornecimento de energia para suas atividades. Na maioria dos ecossistemas terrestres, esse fornecimento recebe contribuição *in situ* da fotossíntese de plantas verdes – esta é uma produção autóctone. No entanto, existem exceções, particularmente onde animais coloniais depositam fezes provenientes de alimento consumido a uma certa distância da colônia (p. ex., colônias de morcegos, aves marinhas em zonas costeiras) – o guano é um exemplo de matéria orgânica alóctone (material orgânico morto formado fora do ecossistema).

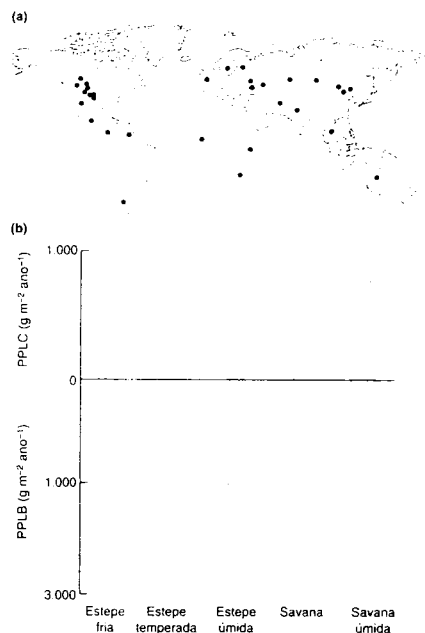



FIGURA 17.1 (a) Posição dos 31 locais de estudo dos biomas campestres incluídos nesta análise. (b) Produtividade primária líquida acima da superfície do solo (PPLC) e produtividade primária líquida abaixo da superfície do solo (PPLB) para cinco categorias de biomas campestres (PPLB não-disponível para estepe temperada). Os valores em cada caso são médias para 4-8 estudos. A técnica envolveu o somatório de incrementos na biomassa de plantas vivas, matéria morta permanente e serrapilheira entre amostras no período de estudo (média de 6 anos) (de Scurlock *et al.*, 2002).

Em comunidades aquáticas, a entrada autóctone é proporcionada pela fotossíntese de plantas de grande porte e algas fixas localizadas em águas superficiais (zona litoral), e por fitoplâncton, em água aberta. Entretanto, uma parte substancial da matéria orgânica em comunidades aquáticas provém do material alóctone que chega em rios, via área subterrânea ou carregada pelo vento. A importância relativa das duas fontes autóctones (litoral e planctônica) e a fonte alóctone de material orgânico em um sistema aquático dependem das dimensões do corpo d'água e dos tipos de comunidade terrestre que depositam material orgânico nestes ambientes.

Um riacho pequeno que corre através de uma bacia hidrográfica arborizada obtém a maioria da sua entrada de energia da serrapilheira proveniente da vegetação do entorno (Figura 17.4). A sombra das árvores impede qualquer crescimento significativo de algas planctônicas ou fixas ou de plantas superiores aquáticas. À medida que o riacho se alarga a jusante, a sombra das árvores fica restrita às margens e a produção primária autóctone aumenta. Ainda mais adiante a jusante, em águas mais profundas e turvas, a contribuição das plantas superiores enraizadas é muito menor, e o papel do fitoplâncton microscópico se torna mais importante. Quando os grandes rios se acham canalizados dentro de uma planície de inundação, com meandros e banhados associados, a matéria orgânica dissolvida ou particulada de origem alóctone pode ser transportada para o rio durante episódios de inundações (Junk *et al.*, 1989; Townsend, 1996).

A seqüência desde lagos pequenos e rasos até lagos grandes e profundos compartilha algumas das características do contínuo do rio há pouco discutidas (Figura 17.5). Um lago pequeno provavelmente obterá uma grande parte da sua energia das áreas terrestres circundantes, porque seu perímetro é grande em relação à sua superfície. Além disso, os lagos pequenos costumam ser rasos, de modo que a produção litoral interna é mais importante do que a do fitoplâncton. Por outro lado, um lago grande e profundo obterá pouca matéria orgânica do exterior (perímetro pequeno do lago em relação à sua área de superfície) e a produção litoral, limitada às margens rasas, será também baixa. As entradas de matéria orgânica na comunidade poderão ser atribuídas, então, quase completamente, à fotossíntese do fitoplâncton.

Os estuários são freqüentemente sistemas altamente produtivos, recebendo material alóctone e um suprimento rico de nutrientes dos rios que os alimentam. A contribuição autóctone mais importante para a sua base energética é variável. O fitoplâncton tende a dominar nas bacias estuarinas grandes com um intercâmbio restrito com o mar aberto e com perímetros pequenos de marismas em relação à área. As algas marinhas, ao contrário, dominam em algumas bacias abertas com conexões extensas com o mar. Por outro lado, as comunidades da plataforma continental obtêm uma parte da sua energia de fontes terrícolas (especialmente através de estuários) e sua pouca profundidade permite muitas vezes uma produção significativa por parte das comunidades litorais de algas. De fato, alguns dos sistemas mais produtivos se encontram entre os bancos de algas marinhas e os recifes.

Por fim, de certo modo, o oceano aberto pode ser descrito como o maior e mais profundo "lago". A entrada de material orgânico proveniente de comunidades terrestres é desprezível, e a grande profundidade impossibilita a fotossíntese na obscuridade do fundo marinho. Os organismos fitoplanctônicos são, portanto, importantíssimos como produtores primários.

17.2.4 Variações na relação entre produtividade e biomassa

Podemos relacionar a produtividade de uma comunidade com a biomassa da colheita em pé que a produz (a taxa de interesse do capital). Alternativamente, podemos considerar a colheita em pé como a biomassa que é mantida pela produtividade (o recurso de capital que é mantido pelos ganhos). Globalmente, existe uma drástica diferença na biomassa total existente nos continentes (800 Pg), em comparação aos oceanos (2 Pg) e água doce (< 0,1 Pg) (Geider *et al.*, 2001). Tomando por base a área, a biomassa continental varia de 0,2 a 200 kg m^{-2}; nos oceanos, ela varia de menos do que 0,001 a 6 kg m^{-2}, e na água doce geralmente ela é inferior a 0,1 kg m^{-2} (Geider *et al.*, 2001). Os valores médios da produtividade primária líquida (PPL) e da biomassa da colheita em pé (B), para uma gama de tipos de comunidades, são plotados na Figura 17.6. É evidente que um determinado valor da PPL é produzido por uma biomassa menor, quando se comparam sistemas terrestres não-florestais com florestas, e a biomassa envolvida é ainda menor, quando são considerados sistemas aquáticos. Assim, as razões PPL:B (quilogramas de matéria seca produzida por ano por quilograma de colheita em pé) apresentam médias de 0,042 para florestas, 0,29 para outros sistemas terrícolas e 17 para comunidades aquáticas. É quase

FIGURA 17.2 Variação interanual na produtividade primária líquida (PPL) em um campo em Queensland, Austrália. (PPL acima da superfície do solo), uma lavoura em Iowa, EUA, (PPL total, acima e abaixo da superfície do solo) e uma savana tropical no Senegal (PPL acima da superfície do solo). As linhas horizontais pretas indicam a PPL média para todo o período de estudo (segundo Zheng *et al.*, 2003).

FIGURA 17.3 Desenvolvimento sazonal da produtividade primária bruta (PPB) máxima diária para florestas caducifólias e de coníferas em locais temperados (Europa e América do Norte) e boreais (Canadá, Escandinávia e Islândia). Os símbolos diferentes em cada gráfico se relacionam a florestas distintas. A PPB diária está expressa como a porcentagem do máximo alcançado em cada floresta durante 365 dias do ano (segundo Falge *et al.*, 2002).

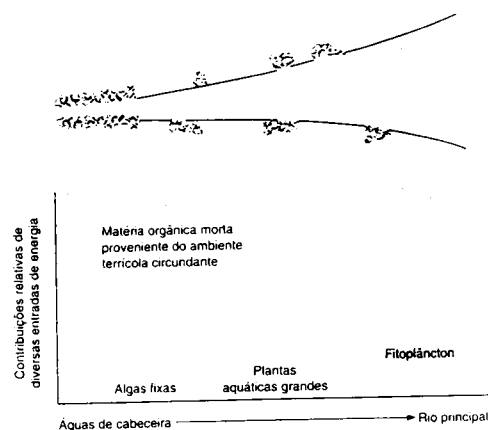



FIGURA 17.4 Variação longitudinal na natureza da base energética em comunidades fluviais.

certo que a razão principal disso se baseia no fato de uma grande proporção de biomassa florestal estar morta (e permanecer assim por um longo tempo) e também que muito do tecido de sustentação vivo não é fotossintético. No campo e em comunidade arbustiva, uma proporção maior da biomassa está viva e envolvida na fotossíntese, embora a metade dela ou mais possa ser formada de raízes. Em comunidades aquáticas, particularmente quando a produtividade é devida principalmente ao fitoplâncton, não há tecido de sustentação, não existe necessidade de raízes para absorver água e nutrientes, as células mortas não se acumulam (elas geralmente são ingeridas antes de morrer) e a saída fotossintética por quilograma de biomassa é, portanto, muito elevada. Outro fator que ajuda a explicar as elevadas razões PPL:B em comunidades fitoplanctônicas é a renovação rápida da biomassa (os tempos de renovação da biomassa em oceanos e em ambientes de água doce apresentam médias de 0,02-0,06 anos, comparados a 1-20 anos em continentes: Geider *et al.*, 2001). A PPL anual mostrada na figura é, na verdade, produzida por algumas gerações fitoplanctônicas sobrepostas, e a biomassa da colheita em pé é apenas a média presente em um determinado instante.

As razões da PPL em relação à biomassa tendem a diminuir durante a sucessão. Isto acontece porque as espécies pioneiras na sucessão são representadas por plantas herbáceas, de crescimento rápido e com uma quantidade relativamente pequena de tecido de sustentação (ver Seção 16.6). Assim, no início da sucessão, a razão PPL:B é alta. Já as espécies que dominam mais tarde a sucessão, em geral, são de crescimento lento, mas posteriormente alcançam um tamanho considerável e acabam monopolizando o espaço e o suprimento de luz. Sua estrutura envolve um grande investimento em tecidos de sustentação não-fotossintetizantes e mortos, e, como conseqüência, sua razão PPL:B é baixa.

Quando a atenção é dirigida às árvores, observa-se um padrão comum em que a PPL acima da superfície do solo atinge um pico no início da sucessão e, depois, gradualmente, declina em torno de 76%, com uma redução média de 34% (Tabela 17.3). Sem dúvida, as reduções são resultantes de uma mudança de tecidos fotossintetizantes para respiratórios. Além disso, a limitação de nutrientes pode ter um significado maior mais tarde na sucessão, ou os ramos mais longos e os caules mais altos das árvores maduras podem aumentar a resistência à corrente de transpiração e, assim, limitar a fotossíntese (Gower *et al.*, 1996). Árvores características de estágios diferentes da sucessão exibem padrões distintos de PPL de acordo com a idade da floresta. Em uma floresta subalpina de coníferas, por exemplo, o pinheiro-de-casca-branca (*Pinus albicaulis*), do início de sucessão alcançou um pico de PPL acima da superfície do solo em mais ou menos 250 anos e depois declinou; o abeto subalpino (*Abies lasiocarpa*), tolerante à sombra e tardio na sucessão, alcançou seu máximo após 400 anos (Figura 17.7). A espécie tardia no processo de sucessão alocou quase o dobro de biomassa em suas folhas, em relação à espécie inicial, e manteve uma alta razão fotossíntese:respiração em uma idade mais avançada (Callaway *et al.*, 2000).

A luz solar, o dióxido de carbono (CO_2), a água e os nutrientes do solo são os recursos necessários para a produção primária na terra, e a temperatura (uma condição) tem uma forte influência sobre a taxa de fotossíntese. O CO_2 geralmente está

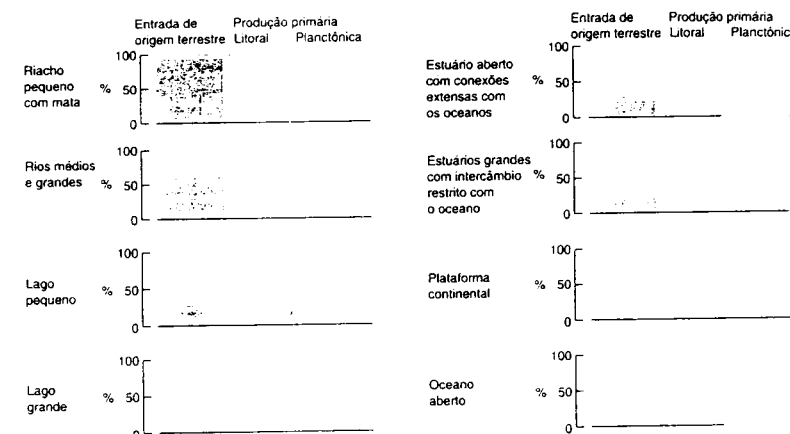



FIGURA 17.5 Variação da importância da entrada de matéria orgânica de origem terrestre e da produção primária litoral e planctônica em comunidades aquáticas contrastantes.

presente nos gases atmosféricos com uma concentração de aproximadamente 0,03%. A mistura e a difusão turbulentas impedem que a concentração do CO_2 varie muito de local para local, exceto na vizinhança imediata de uma folha. O CO_2 provavelmente desempenha um pequeno papel na determinação de diferenças entre as produtividades de comunidades diferentes (embora seja possível prever que os aumentos globais na concentração do CO_2 tenham efeitos profundos – p. ex., DeLucia et al., 1999). Por outro lado, a qualidade e quantidade de luz, a disponibilidade de água e de nutrientes e a temperatura variam drasticamente de um local para outro. Todos estes fatores são candidatos ao papel de limitante. Qual deles de fato estabelece o limite para a produtividade primária?

17.3.1 Uso ineficiente da energia solar

Dependendo da posição, algo entre 0 e 5 joules de energia solar atinge cada metro quadrado da superfície da Terra a cada minuto. Se toda essa energia fosse convertida em biomassa vegetal pela fotossíntese (ou seja, se a eficiência fotossintética fosse de 100%), haveria uma extraordinária geração de material vegetal, de uma ou duas ordens de grandeza maior do que os valores registrados. No entanto, grande parte dessa energia solar não está disponível para ser utilizada pelas plantas. Em especial, somente cerca de 44% da radiação de ondas curtas incidentes ocorrem em comprimentos de onda apropriados para a fotossíntese. Contudo, mesmo quando isto acontece, a produtividade fica bem abaixo do máximo possível. A eficiência fotossintética tem dois componentes – a eficiência com que a luz é interceptada pelas folhas e a eficiência com que a luz interceptada é convertida pela fotossíntese em nova biomassa (Stenberg *et al*, 2001). A Figura 17.8 mostra a amplitude de eficiências fotossintéticas líquidas em termos globais (porcentagem da entrada da radiação fotossinteticamente ativa – PAR, *photosynthetically active radiation* – incorporada à PPL acima da superfície do solo), em sete florestas de coníferas, sete florestas caducifólias e oito comunidades de deserto, estudadas como parte do Programa Biológico Internacional (ver Seção 17.1). As comunidades de coníferas tiveram as eficiências mais altas, mas situadas apenas entre 1 e 3%. Para um nível similar de entrada de radiação, as florestas caducifólias alcançaram 0,5-1% e, apesar de receberem mais energia, os desertos foram capazes de converter em biomassa somente 0,01-0,2% da PAR.

O fato de a radiação não ser eficientemente usada, entretanto, não implica por si só que ela não limite produtividade da comunidade. Precisaríamos saber se, ao aumentar as intensidades de radiação, a produtividade cresce ou permanece inalterada. Alguma evidência apresentada no Capítulo 3 indica que a intensidade de luz durante parte do dia é inferior ao ótimo para a fotossíntese do dossel. Além disso, no pico das intensidades luminosas, na maioria dos dosséis, as folhas mais inferiores ainda situam-se em sombra relativa, e é muito provável que fotossintetizariam mais rápido se a intensidade de luz fosse mais alta. Para as plantas C_4, parece que nunca é alcançada a saturação da intensidade de radiação e, portanto, a produ-

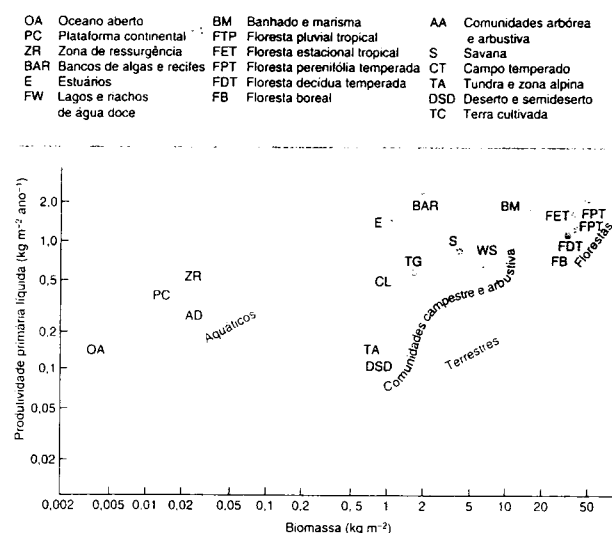



FIGURA 17.6 Relação entre valores médios de produtividade primária líquida e valores médios de biomassa da colheita em pé, para uma gama de ecossistemas (dados baseados em Whittaker, 1975).

tividade pode de fato ser limitada por uma escassez da PAR, mesmo sob radiação natural mais intensa.

Não há dúvida, entretanto, de que a radiação disponível seria usada mais eficientemente se outros recursos fossem abundantes. Os valores de produtividade muito mais altos registrados em sistemas agrícolas atestam esta afirmativa.

17.3.2 Água e temperatura como fatores críticos

A Figura 17.9 ilustra a relação entre a PPL de uma ampla gama de ecossistemas no platô tibetano e a pluviosidade e temperatura. A água é um recurso essencial para a constituição das células e para a fotossíntese. Grandes quantidades de água são perdidas na transpiração – especialmente porque os estômatos precisam ficar abertos por longos períodos para a entrada do CO_2. Não surpreende que a precipitação de uma região esteja intimamente correlacionada com sua produtividade. Em regiões áridas, existe um aumento aproximadamente linear na PPL com o aumento da precipitação, mas em climas florestais mais úmidos observa-se um platô, além do qual a produtividade não continua a crescer. Observe que uma grande quantidade de precipitação não é necessariamente equivalente a uma grande quantidade de água disponível para as plantas; toda a água superior à capacidade de campo será drenada, se houver possibilidade. Na Figura 17.9, também pode ser vista uma relação positiva entre produtividade e temperatura anual média. No entanto, podem ser esperados padrões complexos, porque, por exemplo, temperaturas mais altas estão associadas à perda mais rápida de água através da evapotranspiração; a escassez de água pode, então, tornar-se limitante mais rapidamente.

Para detalhar a relação entre produtividade, precipitação e temperatura, é mais recomendável concentrar-se em um único tipo de ecossistema. A PPL acima da superfície do solo foi estimada em alguns locais do pampa argentino, ao longo de dois gradientes de precipitação no sentido oeste para leste. Um desses gradientes localizava-se em região montanhosa e, o outro, na planície. A Figura 17.10 mostra a relação entre um índice de PPL acima da superfície do solo (PPLC) e precipitação e temperatura para os dois conjuntos de locais. Há relações fortemente positivas entre PPLC e precipitação, mas as inclinações das relações diferiram entre os dois gradientes ambientais (Figura 17.10a).

As relações entre PPLC e temperatura são similares para dois outros gradientes ambientais (duas transecções elevação no sentido norte para sul) na Figura 17.10b – ambos exibem um padrão em forma de "domo". Isto provavelmente resulta dos dois efeitos da temperatura crescente: um efeito positivo sobre o com-

TABELA 17.3 Produtividade primária líquida acima da superfície do solo (PPLC) para seqüências etárias de florestas em biomas diferentes (segundo Gower *et al.*, 1996)

Bioma/espécies	*Local*	*Faixa das idades das unidades em anos (nº de unidades mostrado entre parênteses)*	*PPLC (t massa seca ha⁻¹ ano⁻¹)*		
			Pico	*Mais velha*	*% de mudança*
Boreal					
Larix gmelinii	Yakutsk, Sibéria	50–380 (3)	4,9	2,4	–51
Picea abies	Russia	22–136 (10)	6,2	2,6	–58
Temperado frio					
Abies balsamea	New York, USA	0–60 (6)	3,2	1,1	–66
Pinus contorta	Colorado, USA	40–245 (3)	2,1	0,5	–76
Pinus densiflora	Mt Mino, Japan	16–390 (7)	16,1	7,4	–54
Populus tremuloides	Wisconsin, USA	8–83 (5)	11,1	10,7	–4
Populus grandidentata	Michigan, USA	10–70	4,6	3,5	–24
Pseudotsuga menziesii	Washington, USA	22–73 (4)	9,9	5,1	–45
Temperado quente					
Pinus elliottii	Flórida, USA	2–34 (6)	13,2	8,7	–34
Pinus radiata	Puruki, NZ (Tahi)	2–6 (5)	28,5	28,5	0
	(Rue)	2–7 (6)	29,2	23,5	–20
	(Toru)	2–8 (7)	31,1	31,1	0
Tropical					
Pinus caribaea	Afaka, Nigéria	5–15 (4)	19,2	18,5	–4
Pinus lesiya	Meghalaya, Índia	1–22 (9)	30,1	21,1	–33
Floresta pluvial tropical	Amazônia	1–200 (8)	13,2	7,2	–45

primento da estação de crescimento e um efeito negativo através do aumento da evapotranspiração em temperaturas mais altas. Uma vez que a temperatura é o principal fator que restringe a produtividade na extremidade fria dos gradientes, espera-se um aumento da PPL à medida que nos deslocamos dos locais mais frios para os mais quentes. No entanto, existe um valor térmico acima do qual a estação de crescimento não se prolonga e o efeito dominante da temperatura crescente é agora o de aumentar a evapotranspiração, reduzindo, assim, a disponibilidade de água e diminuindo a PPL (Epstein *et al.*, 1997).

A escassez de água tem efeitos diretos sobre a taxa de crescimento vegetal, mas ela também provoca o desenvolvimento de uma vegetação menos densa. A vegetação esparsa intercepta menos luz (grande parte da qual incide sobre o solo descoberto). Este desperdício de radiação solar é a causa principal da produtividade baixa em muitas áreas áridas, e não a reduzida taxa fotossintética de plantas afetadas pela seca. Chega-se a essa conclusão pela comparação da produtividade por unidade de peso da biomassa foliar, em vez de fazê-lo por unidade de área do solo, para os estudos mostrados na Figura 17.8. A floresta de coníferas produziu 1,64 g g^{-1} ano^{-1}, a floresta caducifólia, 2,22 g g^{-1}, ano^{-1} e, o deserto, 2,33 g g^{-1} ano^{-1}.

17.3.3 A drenagem e a textura do solo podem modificar a disponibilidade de água e, portanto, a produtividade

Na Figura 17.10, observa-se uma diferença notável nas inclinações dos gráficos da PPL em relação à precipitação para os locais de montanha e de planície. A inclinação foi muito menos acentuada no local montanhoso e parece provável que o terreno mais íngreme nesta região resultou em uma taxa mais alta de escoamento superficial da água e, assim, em um uso menos eficiente da precipitação (Jobbagy *et al.*, 2002).

Observa-se um fenômeno relacionado, quando a produção florestal sobre solos arenosos bem drenados é comparada com a de solos constituídos de partículas de tamanhos menores. São disponíveis dados sobre a acumulação, ao longo do tempo, de biomassa vegetal em alguns locais onde todas as árvores foram removidas por um distúrbio natural ou por interferência humana. Para florestas ao redor do mundo, Johnson e colaboradores (2000) registraram a relação entre o acúmulo de biomassa acima do solo (um índice bruto de PPLC) e os graus-dias (*degree-days*) acumulados na estação de crescimento (idade do acúmulo em anos x temperatura da estação de crescimento x estação de crescimento como uma proporção do ano). Com efeito, "os graus-dias da estação de crescimento" combinam o período para o qual a unidade vem acumulando biomassa com a temperatura média no local em questão. A Figura 17.11 mostra que a produtividade de florestas latifoliadas geralmente é muito mais baixa, para um determinado valor de graus-dias da estação de crescimento, quando o solo florestal é arenoso. Tais solos têm capacidades de retenção de umidade menos favoráveis e, em uma certa medida, isto é responsável pela sua produtividade mais pobre. Além disso, a retenção de nutrientes pode ser menor em solos de granulometria maior, reduzindo a produtividade comparada a solos com textura mais fina. Isto foi confirmado por Reich e colaboradores (1997), que, em sua compilação de dados para 50 florestas da América do Norte, verificaram que a disponi-

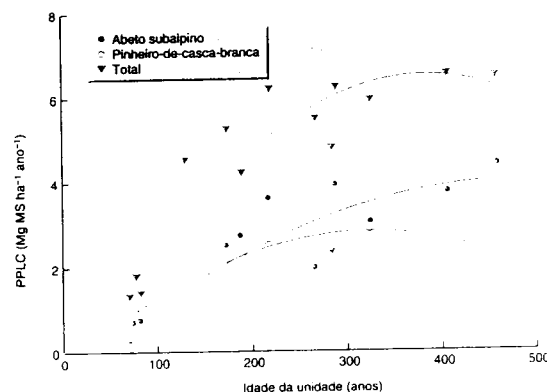



FIGURA 17.7 Produtividade primária líquida anual acima da superfície do solo (PPLC) (Mg matéria seca ha^{-1} ano^{-1}) em unidades de idades diferentes de uma floresta subalpina de coníferas, Montana, EUA: pinheiro-de-casca-branca, espécie do início da sucessão; abeto subalpino, espécie tardia na sucessão; e PPLC total (segundo Callaway *et al*., 2000).

bilidade de nitrogênio (estimada como a taxa anual líquida de mineralização do nitrogênio) foi realmente mais baixa em solos mais arenosos, bem como constataram que a PPLC foi mais baixa por unidade de nitrogênio disponível em situações arenosas.

17.3.4 Comprimento da estação de crescimento

A produtividade de uma comunidade pode ser sustentada somente para o período do ano em que as plantas possuem folhagem fotossinteticamente ativa. As árvores decíduas têm um limite auto-imposto sobre o período em que elas exibem folhagem. Em geral, as folhas de espécies decíduas fotossintetizam rápido e morrem jovens, e as espécies perenifólias têm folhas que fotossintetizam lentamente, mas por um período mais longo (Eamus, 1999). As árvores perenifólias mantêm um dossel por todo o ano, mas durante algumas estações elas podem fotossintetizar escassamente ou mesmo respirar mais rápido do que fotossintetizar. As coníferas perenifólias tendem a dominar em condições frias e pobres em nutrientes, talvez porque em outras situações suas plântulas sejam prejudicadas por competidoras decíduas de crescimento mais rápido (Becker, 2000).

Os padrões latitudinais na produtividade florestal observados antes (ver Tabela 17.2) são resultantes de diferenças no número de dias em que há fotossíntese ativa. Neste contexto, Black e colaboradores (2000) mediram por quatro anos a produtividade líquida dos ecossistemas (PLE) em uma floresta decídua boreal no Canadá. A primeira emergência foliar ocorreu bem mais cedo em 1998, quando a temperatura de abril/maio foi a mais alta (9,89ºC), e um mês mais tarde em abril de 1996, quando a temperatura de abril/maio foi a mais baixa (4,24ºC) (Figura 17.12a, b). As temperaturas de primavera equivalentes em 1994 e 1997 foram de 6,67 e 5,93ºC. A diferença no comprimento da estação de crescimento nos quatro anos de estudo pode ser estimada a partir do padrão da PLE cumulativa (Figura 17.12c). Durante o inverno e o começo da primavera, a PLE foi negativa, porque a respiração do ecossistema superou a sua produtividade bruta. A PLE tornou-se positiva mais cedo em anos mais quentes (especialmente 1998), de modo que o total geral de carbono seqüestrado pelo ecossistema nos quatro anos foi de 144, 80, 116 e 290 g C m^{-2} ano^{-1}, para 1994, 1997 e 1998, respectivamente.

Na discussão anterior sobre o estudo das comunidades do pampa argentino (ver Figura 17.10), observamos que a PPL mais alta não só foi afetada diretamente pela precipitação e pela temperatura, mas também parcialmente determinada pelo comprimento da estação de crescimento. A Figura 17.13 mostra que o começo da estação de crescimento relacionou-se positivamente com a temperatura média anual (de modo semelhante ao estudo da floresta boreal acima), e o final da estação de crescimento foi determinado parcialmente pela temperatura, mas também pela precipitação (ela terminou mais cedo, com temperaturas altas e precipitação baixa). Novamente, observamos uma interação complexa entre disponibilidade de água e temperatura.

17.3.5 A produtividade pode ser baixa devido à deficiência de recursos minerais

Mesmo que o sol brilhe intensamente, a chuva caia com freqüência e a temperatura seja regular, a produtividade será baixa se não houver solo na comunidade terrícola ou se ele for deficiente em

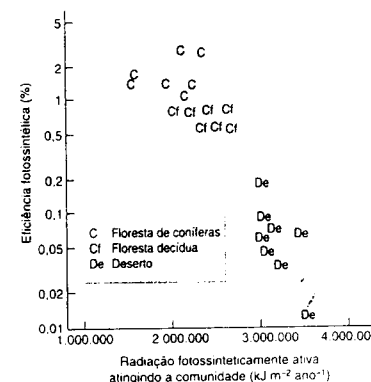



FIGURA 17.8 Eficiência fotossintética (porcentagem da radiação fotossinteticamente ativa incidente convertida em produtividade primária líquida acima da superfície do solo), para três tipos de comunidades nos EUA (segundo Webb *et al*., 1983).

nutrientes minerais essenciais. As condições geológicas que determinam a inclinação e o aspecto do solo também determinam sua formação, além de ter uma grande influência, embora não totalmente dominante sobre o seu conteúdo mineral. Por esta razão, desenvolve-se dentro de um regime climático particular um mosaico de níveis diferentes de produtividade da comunidade. De todos os nutrientes minerais, o que tem a influência mais importante na produtividade da comunidade é o nitrogênio fixado (e ele é parcial ou principalmente biológico na origem, não-geológico, como resultado da fixação por microrganismos). Provavelmente, não há sistema agrícola que não responda com aumento da produtividade primária ao nitrogênio aplicado, e isto pode ser igualmente verdadeiro para a vegetação nativa. Os fertilizantes à base de nitrogênio adicionados aos solos de florestas quase sempre estimulam o seu crescimento.

A deficiência de outros elementos pode também manter a produtividade de uma comunidade bem abaixo do que ela seria teoricamente capaz. Um exemplo clássico é a deficiência de fosfato e zinco na Austrália Meridional, onde o crescimento de florestas comerciais (pinheiro-de-Monterey, *Pinus radiata*) tornou-se possível apenas quando houve um suprimento artificial desses nutrientes. Além desses nutrientes, muitos sistemas tropicais são limitados essencialmente pelo fósforo.

17.3.6 Resumo dos fatores limitantes da produtividade terrícola

O limite definitivo sobre a produtividade de uma comunidade é determinado pela quantidade de radiação incidente que ela recebe – sem isto, não pode ocorrer fotossíntese.

A radiação incidente é usada de maneira ineficiente por todas as comunidades. As causas dessa ineficiência podem ser encontradas em: (i) escassez de água, restringindo a taxa de fotossíntese; (ii) escassez de nutrientes minerais essenciais, que diminui a velocidade da taxa de produção de tecido fotossintético e sua eficácia na fotossíntese; (iii) temperaturas letais ou demasiadamente baixas para o crescimento; (iv) profundidade de insuficiente do solo; (v) cobertura incompleta do dossel, de modo que grande parte da radiação incide sobre o solo e não sobre a folhagem (isto pode ser devido à sazonalidade na produção e queda foliares *ou* ao desfolhamento por animais pastejadores, pragas ou doenças); e (vi) a baixa eficiência com que as folhas fotossintetizam – sob condições ideais é difícil

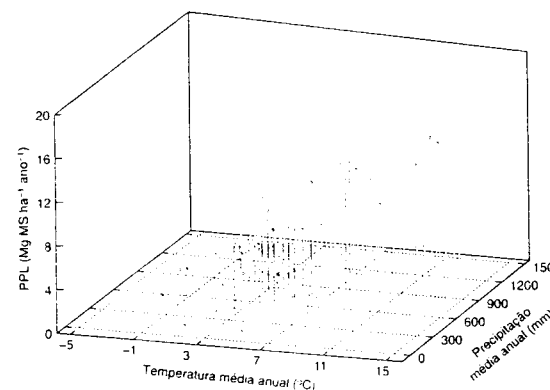



FIGURA 17.9 Estudos em ecossistemas no platô tibetano, estabelecendo uma relação entre produtividade primária líquida total (Mg matéria seca ha^{-1} ano^{-1}) e precipitação e temperatura anuais. Os ecossistemas incluem florestas, comunidades arbóreas, comunidades arbustivas, campos e deserto (segundo Luo *et al*., 2002).

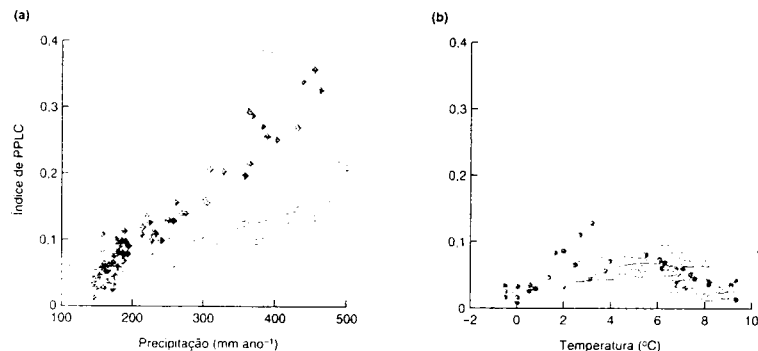



FIGURA 17.10 Produtividade primária líquida anual acima da superfície do solo (PPLC) de campos, ao longo de dois gradientes de precipitação no pampa argentino. A PPL é mostrada como um índice, baseado em medições radiométricas por satélite com uma relação conhecida como radiação fotossinteticamente ativa em dosséis. (a) PPL em relação à precipitação anual. (b) PPL em relação à temperatura média anual. Os círculos vazios e os losangos representam locais ao longo de gradientes de precipitação nas regiões de planície e montanhosa, respectivamente. Os círculos cheios e os triângulos representam locais ao longo de duas transecções de elevação (segundo Jobbagy *et al.*, 2002).

alcançar eficiências maiores do que 10% (da PAR), mesmo nos sistemas agrícolas mais produtivos. Todavia, a maior parte da variação na produtividade primária da vegetação do mundo se deve aos fatores (i) a (v), sendo relativamente pouco atribuída às diferenças intrínsecas entre as eficiências fotossintéticas das folhas das espécies diferentes.

No curso de um ano, a produtividade de uma comunidade pode ser (e provavelmente será) limitada por uma sucessão dos fatores (i) a (v). Em uma comunidade campestre, por exemplo, a produtividade primária pode ficar bem abaixo do máximo teórico, pois os invernos são demasiadamente frios e a intensidade luminosa é baixa, os verões são demasiadamente secos, a taxa de mobilização do nitrogênio é muito baixa e, em certos períodos, o pastejo pode reduzir a colheita em pé a um nível tal que grande parte da luz incide sobre o solo descoberto.

Os fatores que mais freqüentemente limitam a produtividade primária de ambientes aquáticos são a disponibilidade de luz e a de nutrientes. O nitrogênio (geralmente como nitrato) e o fósforo (fosfato) são os nutrientes que mais comumente limitam, mas o ferro pode ser importante em ambientes oceânicos abertos.

17.4.1 Limitação pela luz e nutrientes em riachos

Os riachos que correm através de florestas caducifólias passam por nítidas transições na produção primária por algas no leito do curso d'água durante a estação de crescimento, à medida que as condições de luz no começo da primavera passam da abundância para a limitação severa, quando as folhas do dossel se desenvolvem. Em um riacho no Tennessee, a emergência foliar reduziu a PAR que atingiu o leito do corpo d'água de mais do que 1.000 para menos do que 30 µmol m⁻² s⁻¹ (Hiel *et al.*, 2001). Paralelamente à redução na PAR, houve uma queda igualmente abrupta na PPB do riacho (Figura 17.14). Isto ocorre apesar de um grande aumento da eficiência fotossintética de menos do que 0,3 para 2%; as eficiências mais altas surgiram devido à existência de táxons aclimatados fisiologicamente a irradiâncias baixas e porque os táxons mais eficientes se tornaram dominantes mais tarde na estação. Intrigantemente, à medida que os níveis da PAR caíam, as concentrações de nitrato (Figura 17.14a) e fosfato se elevavam. Parece que os nutrientes limitaram a produção primária, quando a PAR era abundante no começo da primavera, período em que a absorção pelas águas reduziu a concentração na água. Quando a luz se tornou limitante, no entanto, a redução da produtividade das algas significa que menos nutrientes disponíveis foram removidos do suprimento na água corrente.

17.4.2 Nutrientes em lagos

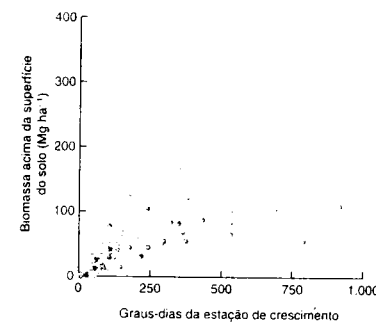
Da mesma forma que os riachos, os lagos recebem nutrientes pela desagregação de rochas e solos em suas bacias, com a precipitação e como resultado de atividades humanas (aporte de fertilizantes e esgotos). Quanto à disponibilidade de nutrientes, os lagos variam consideravelmente. Um estudo de 12 lagos canadenses mostra uma relação nítida entre a produção primária bruta (PPB) e a concentração de fósforo, demonstrando a importância dos nutrientes na limitação de produtividade de lagos (Figura 17.15). Observe que a PPB facilmente supera a respiração dos ecossistemas na maioria dos lagos, enfatizando a importância sobrepujante da produção autóctone nesses lagos. O valor à parte no canto superior à direita da Figura 17.15b foi atípico para os locais de estudo, porque houve efluência de esgoto; neste caso, a entrada alóctone de matéria orgânica levou a um consumo mais alto do que a produção de carbono orgânico no lago.

É importante observar que o balanço da energia radiante em relação à disponibilidade de nutrientes-chave pode afetar as razões C:N:P (estequiometria) nos tecidos de produtores primários. Assim, Sterner e colaboradores (1997b) verificaram em alguns lagos canadenses deficientes em fósforo que a disponibilidade de PAR relativa ao fósforo total (PAR:FT) afetou o equilíbrio da fixação de carbono e a absorção de fósforo em comunidades de algas e, portanto, causou variações nas razões C:P em células vivas de algas e detritos de algas. O zooplâncton que consome algas vivas e os decompositores e detritívoros que dependem dos detritos de algas têm necessidades específicas de nutrientes, e estas são muito diferentes das razões dos nutrientes em algas. Assim, as mudanças na estequiometria das algas observada por Sterner e colaboradores têm conseqüências para o metabolismo heterotrófico e produtividade. Já examinamos como tais desequilíbrios entre a estequiometria do tecido vegetal e de seus consumidores afetam as interações da teia alimentar, a decomposição e a ciclagem de nutrientes (ver Seções 11.2.4, 17.5.4 e 18.2.5).

FIGURA 17.11 Acúmulo de biomassa acima da superfície do solo (um índice bruto de PPL) expressa como megagramas (=10^6 g) por hectare, em relação aos graus-dias acumulados na estação de crescimento em floresta latifoliada crescendo em solos arenosos e não-arenosos. . ., solos não-arenosos; ⌗, solos arenosos (segundo Johnson *et al.*, 2000).

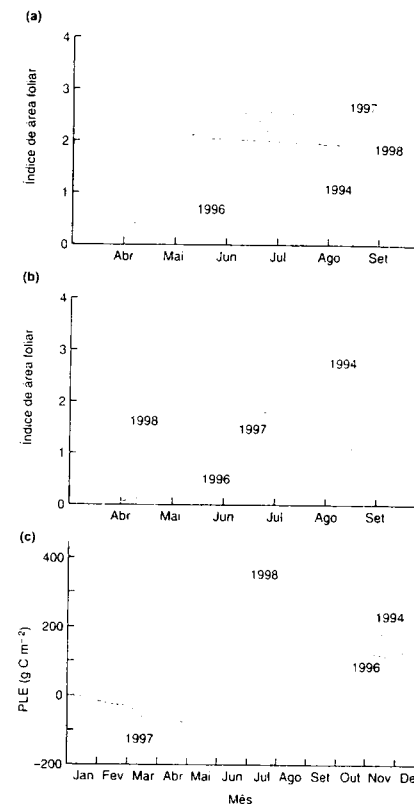



FIGURA 17.12 Padrões sazonais no índice de área foliar (área das folhas dividida pela área do solo abaixo da folhagem) de (a) álamo, (*Populus tremuloides*), do estrato superior, e (b) avelã, *Corylus cornuta*, do estrato inferior, em uma floresta decídua boreal, durante quatro anos de estudo com temperaturas de primavera contrastantes. (c) Produtividade líquida do ecossistema (PLE) cumulativa (segundo Black *et al.*, 2000).

17.4.3 Os nutrientes e a importância das ressurgências em oceanos

Nos oceanos, os níveis localmente altos de produtividade primária estão associados a entradas altas de nutrientes oriundas de duas fontes. Primeiro, os nutrientes podem fluir continuamente para regiões da plataforma costeira a partir de estuários, o que é exemplificado na Figura 17.16. A produtividade na região da plataforma interna é es-

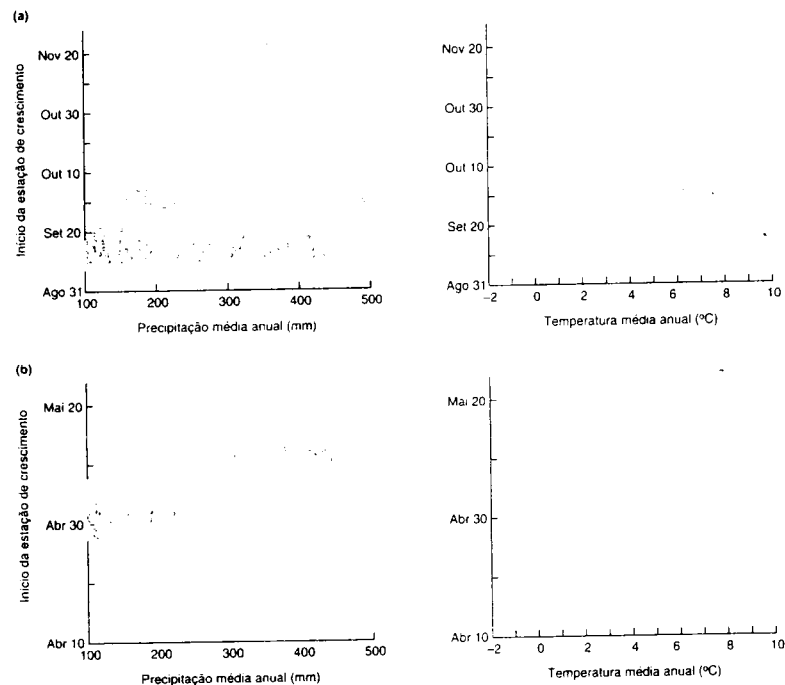



FIGURA 17.13 (a) Datas do começo e do fim da estação de crescimento de comunidades do pampa argentino descritas na Seção 17.3.2. Os círculos representam locais ao longo do gradiente de precipitação na região montanhosa e os triângulos representam os locais ao longo do gradiente de planície (segundo Jobbagy *et al.*, 2002).

pecialmente alta por causa das altas concentrações de nutrientes e porque a água relativamente transparente proporciona uma profundidade razoável, na qual a fotossíntese líquida é positiva (a *zona eufótica*). Junto ao continente, a água é mais rica em nutrientes, mas apresenta turbidez alta e sua produtividade é menor. As zonas menos produtivas localizam-se na plataforma externa (e oceano aberto), onde se pode esperar que a produtividade primária seja alta, pois a água é transparente e a zona eufótica é profunda. Aqui, contudo, a produtividade é baixa, devido às concentrações de nutrientes extremamente baixas.

As ressurgências oceânicas representam uma segunda fonte de altas concentrações de nutrientes. Estas ocorrem em plataformas continentais onde o vento é paralelo à costa ou incide sobre ela com um pequeno ângulo. Como conseqüência, a água se desloca e é substituída por água mais fria e rica em nutrientes originada no fundo, onde os nutrientes são acumulados por sedimentação. As fortes ressurgências podem ocorrer também em locais adjacentes às cristas submarinas, bem como em áreas de correntes muito intensas. Quando a ressurgência alcança a superfície, a água rica em nutrientes provoca uma floração (*bloom*) de produção de fitoplâncton. Uma cadeia de organismos heterotróficos tira proveito do alimento abundante e os grandes estoques pesqueiros do mundo estão localizados nessas regiões de produtividade alta.

Recentemente, o ferro foi identificado como um nutriente limitante que potencialmente afeta cerca de um terço do oceano aberto (Geider *et al.*, 2001). O ferro, de baixíssima solubilidade na água do mar, é derivado essencialmente de material particulado transportado pelo vento, e grandes áreas oceânicas o recebem em quantidades insuficientes. Quando o ferro é adicionado experimentalmente a áreas oceânicas, podem ocorrer florações massivas de fitoplâncton (Coale *et al.*, 1996);

FIGURA 17.14 (a) Radiação fotossinteticamente ativa (PAR) atingindo o leito de um riacho no Tennessee (barras) e concentração de nitrato na água do riacho (círculos) durante a primavera de 1992 (os padrões foram muito similares em 1993). (b) Produtividade primária bruta (PPB) no riacho durante a primavera em 1992 e 1993 (calculada tendo por base as mudanças diárias totais na concentração de oxigênio do riacho (segundo Hill *et al.*, 2001).

provavelmente, tais florações também ocorram quando grandes tempestades suprem os oceanos de ferro derivado dos continentes.

Ao mesmo tempo que os nutrientes são os fatores mais influentes para a produtividade oceânica local, a temperatura e a PAR também desempenham um papel em uma escala maior (Figura 17.17). Isto aumenta expressivamente a nossa capacidade de estimar a produtividade oceânica, pois a temperatura na superfície do mar e a PAR (juntamente com a concentração de clorofila na superfície, um outro fator relacionado com a PPL) podem ser medidas usando telemetria por satélite.

17.4.4 Em comunidades aquáticas, a produtividade varia com a profundidade

Embora a concentração de um nutriente limitante geralmente determine a produtividade de ambientes aquáticos tendo por base uma área, em qualquer corpo d'água também se constata uma considerável variação com a profundidade, resultante da atenuação da intensidade luminosa. A Figura 17.18a mostra como a PPB declina com a profundidade. A temperatura em que a PPB é equilibrada pela respiração do fitoplâncton, R, é conhecida como ponto de compensação. A luz, absorvida pelas moléculas de água e pela matéria dissolvida e particulada, declina exponencialmente com a profundidade. Junto à superfície, a luz é superabundante, mas, em profundidades maiores, seu suprimento fica limitado e sua intensidade, em última análise, determina a extensão da zona eufótica. Bem perto da superfície, especialmente em dias ensolarados, pode haver mesmo fotoinibição da fotossíntese. Isto parece acontecer porque a radiação é absorvida pelos pigmentos fotossintéticos a uma taxa na qual ela não pode ser usada pelos canais fotossintéticos normais, sendo extravasada em reações destrutivas de foto-oxidação.

Quanto mais rico em nutrientes um corpo d'água for, provavelmente mais rasa será a sua zona eufótica (Figura 17.18b). Isto não é verdadeiramente um paradoxo. Os corpos d'água com concentrações de nutrientes mais altas geralmente possuem maiores biomassas de fitoplâncton que absorvem luz e reduzem sua disponibilidade a uma profundidade maior. (Isto é exatamente análogo à influência da sombra do dossel em uma floresta, que pode remover cerca de 98% da energia radiante antes que ela alcance a camada de vegetação baixa que cobre o solo ou, conforme já vimos, o leito do riacho.) Mesmo os lagos rasos, se suficientemente férteis, podem ser desprovidos de vegetação herbácea no fundo, por causa do sombreamento pelo fitoplâncton. As relações mostradas na Figura 17.18a e b são derivadas de lagos, mas o padrão é qualitativamente similar em ambientes oceânicos (Figura 17.19).

A produtividade secundária é definida como a taxa de produção de nova biomassa por organismos heterotróficos. Ao contrário das plantas, as bactérias heterotróficas, os fungos e os animais não podem elaborar, a partir de moléculas simples, os compostos complexos ricos em energia de que necessitam. Eles obtêm sua matéria e energia diretamente pelo consumo de material vegetal ou indiretamente de plantas, através da ingestão de outros heterotróficos. Os vegetais, os produtores primários, compreendem o primeiro nível trófico em uma comunidade; os consumidores primários ocorrem no segundo

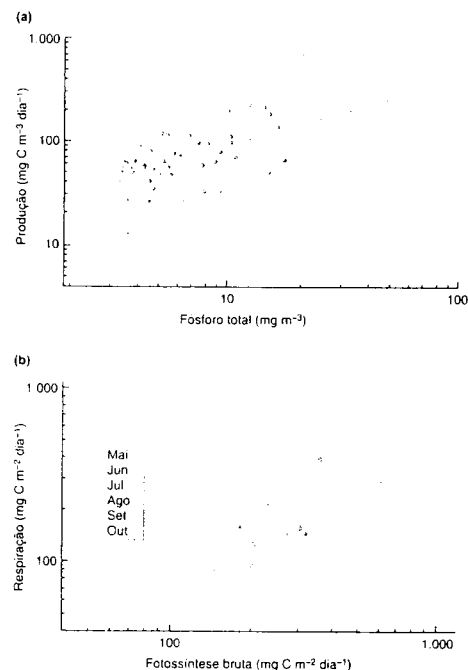



FIGURA 17.15 (a) Relação entre a produtividade primária bruta do fitoplâncton (plantas microscópicas) na água aberta de alguns lagos canadenses e a concentração de fósforo. (b) Relação entre respiração do ecossistema e a fotossíntese bruta, medidas em datas diferentes nos lagos estudados. A linha tracejada indica onde a respiração se iguala à PPB. A linha contínua mostra a linha de regressão para a relação. As medidas metabólicas foram feitas em frascos no laboratório, utilizando amostras de água retiradas dos lagos e observando as suas temperaturas (segundo Carignan *et al.*, 2000).

nível trófico; os consumidores secundários (carnívoros), no terceiro nível, e assim por diante.

17.5.1 Relações entre produtividades primária e secundária

Uma vez que a produtividade secundária depende da produtividade primária, deveríamos esperar uma relação positiva entre as duas variáveis nas comunidades. Voltando ao estudo do riacho descrito na Seção 17.4.1, relembramos que a produtividade primária declinou drasticamente durante o verão, quando um dossel de folhas de árvores acima do riacho interceptou a maior parte da radiação incidente. Um consumidor importante da biomassa de algas é o caracol *Elimia clavaeformis*. A Figura 17.20a mostra como a taxa de crescimento de caracóis no riacho foi mais baixa no verão; houve uma relação positiva estatisticamente significativa entre o crescimento de caracóis e a PAR mensal no leito do riacho (Hill *et al.*, 2001). A Figura 17.20b-d ilustra a relação geral entre produtividades primária e secundária em exemplos aquáticos e terrícolas. A produtividade secundária pelo zooplâncton, que consome principalmente células fitoplanctônicas, está relacionada positivamente à produtividade fitoplanctônica em uma gama de lagos em partes diferentes do mundo (Figura 17.20b). A produtividade de bactérias heterotróficas em lagos e oceanos também acompanha a do fitoplâncton (Figura 17.20c); elas metabolizam matéria orgânica dissolvida liberada de células fitoplanctônicas intactas ou produzida como resultado da "alimentação desordenada" por animais pastejadores. A Figura 17.20d mostra como a produtividade de *Geospiza fortis* (um dos tentilhões de Darwin), medida em termos do tamanho médio dos filhotes em uma ilha do arquipélago de Galápagos, está relacionada à precipitação anual, em si um índice de produtividade primária.

Uma regra geral em ecossistemas aquáticos e terrestres é que a produtividade secundária por herbívoros é aproximadamente uma ordem de grandeza menor do que a produtividade primária sobre a qual ela está baseada. Isto é uma propriedade con-

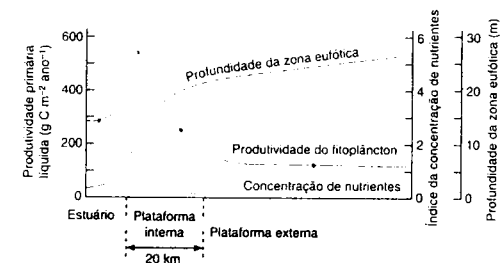



FIGURA 17.16 Variação na produtividade primária líquida do fitoplâncton, na concentração de nutrientes e na profundidade eufótica, em uma transecção da costa da Geórgia, EUA, até a borda da plataforma continental (segundo Haines, 1979).

sistente de todos os sistemas pastejadores: que parte da estrutura trófica de uma comunidade que depende, na sua base, do consumo de biomassa vegetal *viva* (no contexto do ecossistema, usamos o termo "pastejador" em um sentido diferente da sua definição no Capítulo 9). Isto resulta em uma estrutura piramidal em que a produtividade de plantas fornece uma base ampla da qual depende uma produtividade menor de consumidores primários, sobre a qual se encontra uma produtividade de de consumidores secundários ainda menor. Os níveis tróficos podem também ter uma estrutura piramidal, quando expressa em termos de densidade ou biomassa. (Elton, 1927, foi o primeiro a reconhecer esta propriedade fundamental da arquitetura da comunidade e suas idéias foram posteriormente aperfeiçoadas por Lindemann, 1942.) Porém, existem muitas exceções. As cadeias alimentares baseadas em árvores certamente terão números maiores (mas *não* biomassa) de herbívoros por unidade de área do que de plantas. Já as cadeias dependentes da produção fitoplanctônica podem provocar pirâ-

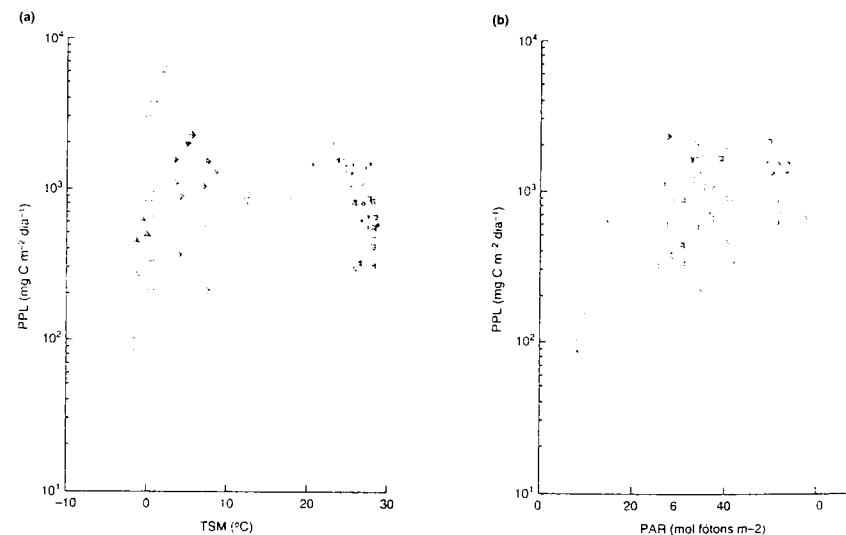



FIGURA 17.17 Relações entre estimativas diárias da produtividade primária líquida (PPL) integradas à profundidade e: (a) temperatura na superfície do mar (TSM), e (b) radiação diária fotossinteticamente disponível (PAR) acima da superfície da água. Os símbolos distintos estão relacionados a conjuntos de dados de diferentes oceanos (segundo Campbell *et al.*, 2002).

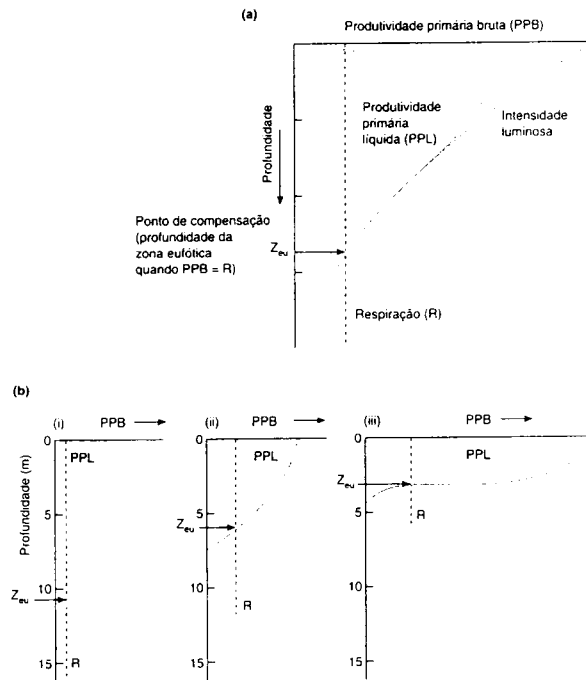



FIGURA 17.18 (a) Em um corpo d'água, a relação geral da produtividade primária bruta (PPB), da perda de calor respiratório (R) e da produtividade primária líquida (PPL) com a profundidade. O ponto de compensação (ou profundidade da zona eufótica, eu) ocorre à profundidade (Z_{eu}) onde a PPB equilibra R e a PPL é zero. (b) A PPL aumenta com a concentração de nutrientes na água (lago iii > ii > i). A fertilidade crescente é responsável por biomassas maiores de fitoplâncton e um decréscimo conseqüente na profundidade da zona eufótica.

mides invertidas de biomassa, com uma biomassa altamente produtiva, mas pequena, constituída de células de algas de vida curta que mantém uma biomassa maior de zooplâncton de vida mais longa.

A produtividade de herbívoros é invariavelmente menor do que a de plantas das quais eles se alimentam. Para onde foi a energia que falta? Primeiro, nem toda a biomassa vegetal produzida é consumida viva por herbívoros. Grande parte dela morre sem ser pastejada e sustenta a comunidade decompositora (bactérias, fungos e animais detritívoros). Segundo, nem toda a biomassa vegetal ingerida por herbívoros (nem a biomassa herbívora ingerida por carnívoros) é assimilada e disponível para incorporação na biomassa dos consumidores. Parte é perdida nas fezes, e isto também passa para os decompositores. Terceiro, nem toda a energia que foi assimilada é de fato convertida em biomassa. Uma parte é perdida como calor respiratório. Isto acontece porque nenhum processo de conversão de energia é sempre 100% eficiente (parte é perdida como calor aleatoriamente inutilizável, coerente com a segunda lei da termodinâmica) e também porque o trabalho animal requer energia, novamente liberada como calor. Estas três rotas de energia ocorrem em todos os níveis tróficos e são ilustradas na Figura 17.21.

17.5.2 Rotas possíveis do fluxo de energia através de uma teia alimentar

A Figura 17.22 exibe uma descrição completa da estrutura trófica de uma comunidade. Ela consiste na pirâmide de produtividade do sistema pastejador, mas adquire um caráter de realismo mediante o acréscimo de dois elementos. O mais importante é que ela acrescenta um *sistema decompositor* – este está invariavelmente ligado ao sistema pastejador. Em segundo lugar, ela reconhece que existem subcomponentes de cada nível trófico em cada subsistema que operam de diferentes maneiras. Assim, faz-se uma distinção entre micróbios e detritívoros que ocupam o mesmo nível trófico e utilizam matéria orgânica morta, e entre consumidores de micróbios (microbívoros) e de detritívoros. A Figura 17.22 exibe as rotas possíveis que um joule de energia, fixado na produção primária líquida, pode seguir à medida que é dissipado na sua trajetória através da comunidade. Um joule de energia pode ser consumido e assimilado por um herbívoro que usa parte dele para produzir trabalho e o perde como calor respiratório. Ou ele pode ser consumido por um herbívoro e, mais tarde, assimilado por um carnívoro, que morre e entra no compartimento da matéria orgânica morta. Aqui, o que permanece do joule pode ser assimilado por uma hifa e consumido por um ácaro do solo, que o utiliza para realizar trabalho, dissipando como calor uma outra parte do joule. Em cada etapa de consumo, o que permanece do joule pode não ser assimilado e passar nas fezes como matéria orgânica morta, ou pode ser assimilado e respirado, ou assimilado e incorporado ao crescimento de tecido corporal (ou à produção da prole – como no caso de filhotes da ave na Figura 17.20d). O corpo pode morrer e o que permanece do joule entra no compartimento da matéria orgânica morta, ou ele pode ser capturado vivo por um consumidor no próximo nível trófico, onde encontra um outro conjunto de possíveis rotas em ramificação. Basicamente, cada joule encontrará seu caminho fora da comunidade, dissipado como calor em uma ou mais das transições em seu caminho ao longo da cadeia alimentar. Enquanto uma molécula ou um íon podem ser ciclados infinitamente através de cadeias alimentares de uma comunidade, a energia passa através delas apenas uma vez.

Nos sistemas pastejador e decompositor, as rotas possíveis são as mesmas, com uma exceção crítica – as fezes e os corpos mortos são perdidos pelo sistema pastejador (e entram no sistema decompositor), mas as fezes e os corpos mortos do sistema decompositor são simplesmente devolvidos ao compartimento da matéria orgânica morta na sua base. Isto tem um significado fundamental. A energia disponível como matéria orgânica morta pode ser completamente metabolizada – e toda a energia perdida como calor pela respiração – mesmo se este processo exigir várias voltas através do sistema decompositor. As exceções são as situações em que: (i) a matéria é levada para fora do ambiente local para ser metabolizada em outro lugar, como, por exemplo, os rejeitos de um riacho; e (ii) as condições abióticas locais são muito desfavoráveis aos processos de decomposição, deixando bolsões de matéria altamente energética incompletamente metabolizada, também conhecidos como petróleo, carvão e turfa.

17.5.3 A importância das eficiências de transferência na determinação das rotas de energia

As proporções da produção primária líquida que fluem ao longo de cada uma das possíveis rotas de energia dependem das *eficiências de transferência* no modo como a energia é usada e passada de uma etapa para a próxima.

FIGURA 17.19 Exemplos de perfis verticais de clorofila registrados no oceano, ao longo da costa da Namíbia. O exemplo (a) é típico de locais associados à ressurgência oceânica: à medida que a água fria ressurgente se aquece, desenvolve-se uma floração fitoplanctônica na superfície, reduzindo a penetração da luz e, portanto, a produtividade em água mais profunda. O exemplo (b) ilustra como o pico de abundância pode deslocar-se para água mais profunda, à medida que uma floração na superfície em uma área de ressurgência esgota as concentrações de nutrientes. A floração fitoplanctônica na superfície no exemplo (c) é menos drástica do que em (a) (talvez refletindo as menores concentrações de nutrientes na água de ressurgência); como conseqüência, a concentração de clorofila permanece relativamente alta a uma profundidade maior. Os exemplos (d) e (e) são de locais onde as concentrações de nutrientes são muito mais baixas (segundo Silulwane *et al.*, 2001).

FIGURA 17.20 (a) Padrão sazonal de crescimento de caracóis (aumento médio do peso de caracóis individualmente marcados, durante um mês no leito do riacho ± EP). O círculo vazio representa o crescimento em um local de riacho não-sombreado próximo, em junho (segundo Hill *et al.*, 2001). (b) Relação entre produtividades primária e secundária de zooplâncton em lago (segundo Brylinski e Mann, 1973). (c) Relação entre produtividades bacteriana e fitoplanctônica na água doce e na água do mar (segundo Cole *et al.*, 1988). (d) Tamanho médio de ninhada de *Geospiza fortis* em relação à precipitação anual (relacionada positivamente à produtividade primária); os círculos vazios representam anos particularmente úmidos, quando ocorreram eventos de El Niño (segundo Grant *et al.*, 2000).

O conhecimento dos valores das três categorias de eficiência de transferência é tudo que é necessário para prever os padrões de fluxo de energia. Elas são a *eficiência de consumo* (EC), a *eficiência de assimilação* (EA) e a *eficiência de produção* (EP).

eficiência de consumo,
$$EC = I_n / P_{n-1} \times 100$$

Repetindo em palavras, EC é a porcentagem da produtividade total disponível em um nível trófico (P_{n-1}) que é realmente consumida ("ingerida") por um compartimento trófico "um nível acima" (I_n). Para consumidores primários no sistema pastejador, a EC é a porcentagem de joules produzida por unidade de tempo, como PPL que penetra nos intestinos de herbívoros. No caso de consumidores secundários, ela é a porcentagem da produtividade de herbívoros consumidos por carnívoros. O restante morre sem ser consumido e entra no sistema decompositor.

Na Figura 17.23, são mostrados diversos valores registrados para as eficiências de consumo de herbívoros. As estimativas, na maioria, são extremamente baixas, geralmente refletindo a falta de atratividade de grande parte do material vegetal, devido à sua alta proporção de tecido de sustentação estrutural, mas às vezes também como conseqüência das densidades comumente baixas de herbívoros (devido à ação dos seus inimigos naturais). Os consumidores de plantas microscópicas (microalgas crescendo sobre leitos ou fitoplâncton de vida livre) podem alcançar densidades maiores, ter menos tecido estrutural para ingerir e tirar proveito de uma maior porcentagem de produção primária. Os valores médios para a eficiência de consumo são inferiores a 5% em florestas, aproximadamente 25% em comunidades herbáceas e superiores a 50% em comunidades dominadas por fitoplâncton. Conhecemos muito menos sobre as eficiências de consumo de carnívoros se alimentando de suas presas, e quaisquer estimativas são especulativas. Os predadores vertebrados podem consumir 50-100% da produção da presa vertebrada, mas talvez apenas 5% da presa invertebrada. Os predadores invertebrados consomem talvez 25% da produção disponível da presa invertebrada.

eficiência de assimilação,
$$EA = A_n / I_n \times 100$$

A eficiência de assimilação é a porcentagem de energia elementar nos intestinos de consumidores em um compartimento trófico (I_n), que é assimilada através da parede intestinal (A_n) e se torna disponível para incorporação no crescimento ou é utilizada para realizar trabalho. O restante é perdido como fezes e entra na base do sistema decompositor. Uma "eficiência de assimilação" é muito menos facilmente atribuída a microrganismos. O alimento não entra em uma invaginação do mundo externo passando através do corpo do microrganismo (como o intestino de um organismo superior) e não são produzidas fezes. No sentido de que as bactérias e os fungos tipicamente assimilam efetivamente 100% da matéria orgânica morta que eles digerem externamente e absorvem, com freqüência se diz que eles têm uma "eficiência de assimilação" de 100%.

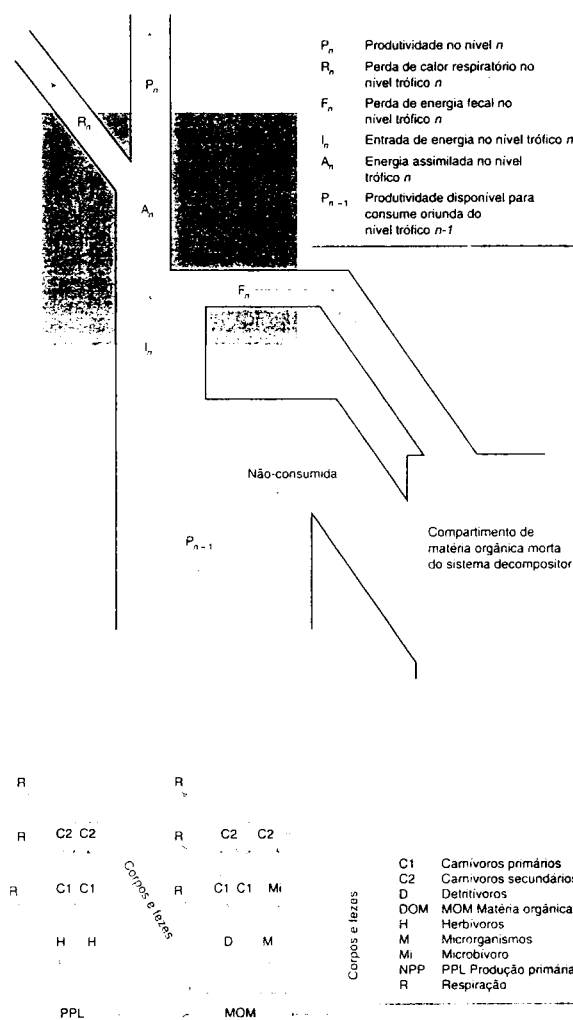



FIGURA 17.21 Modelo de fluxo de energia através de um compartimento trófico.

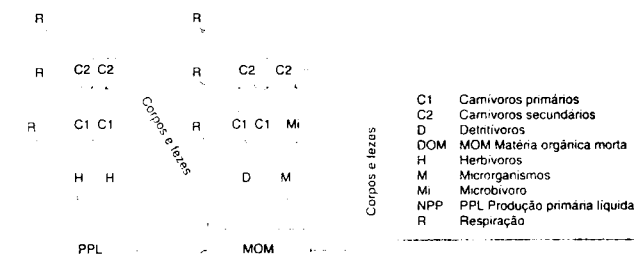



FIGURA 17.22 Modelo generalizado de estrutura trófica e fluxo de energia através de uma teia alimentar (segundo Heal e MacLean, 1975).

As eficiências de assimilação são tipicamente baixas para herbívoros, detritívoros e microbívoros (20 a 50%) e altas para carnívoros (ao redor de 80%). Em geral, os animais são pobremente constituídos para consumir matéria orgânica morta (principalmente material vegetal) e plantas vivas, sem dúvida, em parte por causa da ampla ocorrência de defesas vegetais físicas e químicas, mas principalmente devido à alta proporção de complexos compostos químicos estruturais em sua constituição, tais como a celulose e a lignina. Entretanto, conforme descreve o Capítulo 11, muitos animais contêm uma microflora intestinal simbiótica que produz celulase e auxilia na assimilação de matéria orgânica vegetal. De certa forma, esses

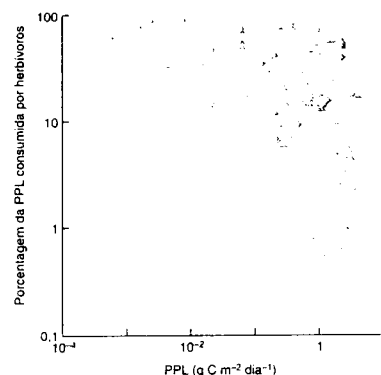



FIGURA 17.23 Relação entre a porcentagem da produção primária líquida (PPL) consumida por herbívoros e a produtividade primária líquida. , fitoplâncton; , microalgas bentônicas; , leitos de macroalgas; , campinas com macrófitos de água doce; , campinas com herbáceas marinhas; , marismas; , campos; mangues; , florestas (dados de diversas fontes, compilados por Cebrian, 1999).

animais têm aproveitado seu próprio sistema decompositor. A alocação dos produtos vegetais para raízes, madeira, folhas, sementes e frutos tem influência na sua utilidade para os herbívoros. As sementes e os frutos podem ser assimilados com eficiências em torno de 60-70%, e as folhas, com cerca de 50%, e a eficiência de assimilação para a madeira é de 15%. O alimento de carnívoros (e detritívoros, tais como os abutres que consomem carcaças de animais) apresenta um problema a menos para digestão e assimilação.

$$\text{eficiência de produção, } EP = P_n/A_n \times 100$$

A eficiência de produção é a porcentagem de energia assimilada (A_n) incorporada à nova biomassa (P_n). O restante é inteiramente perdido para a comunidade pela respiração, sob a forma de calor. (Produtos da excreção e da secreção ricos em energia, que tomam parte em processos metabólicos, podem ser vistos como produção, P_n, e tornam-se disponíveis, como corpos mortos, para os decompositores.)

A eficiência de produção varia principalmente de acordo com a categoria taxonômica dos organismos considerados. Os invertebrados, em geral, têm eficiências altas (30-40%), perdendo relativamente pouca energia como calor respiratório e convertendo mais assimilados para a produção. Entre os vertebrados, os ectotérmicos (cuja temperatura do corpo varia de acordo com a temperatura ambiental) têm valores intermediários de EP (ao redor de 10%), e os endotérmicos, com seu alto dispêndio de energia associado à manutenção de uma temperatura constante, convertem em produção apenas 1-2% da energia assimilada. Os endotérmicos de pequeno porte exibem as eficiências mais baixas, sendo que os insetívoros minúsculos (p. ex., corruíras e musaranhos) têm as mais baixas eficiências de produção de todos. Por outro lado, os microrganismos, incluindo os protozoários, tendem a ter eficiências de produção bastante altas. Eles têm vidas curtas, tamanhos pequenos e renovação populacional rápida. Infelizmente, os métodos disponíveis não são suficientemente sensíveis para detectar mudanças populacionais em escalas de tempo e espaço relevantes para microrganismos, especialmente no solo. Em geral, a eficiência de produção aumenta com o tamanho nos endotérmicos e diminui bem nitidamente nos ectotérmicos.

$$\text{eficiência de transferência de nível trófico, } ETNT = P_n/P_{n-1} \times 100$$

A eficiência de transferência trófica total de um nível trófico para o próximo é simplesmente EC x EA x EP. No período seguinte ao trabalho pioneiro de Lindemann (1942), geralmente se admitiu que as eficiências de transferência trófica eram de aproximadamente 10%; alguns ecólogos, na verdade, faziam referência a uma "lei" dos 10%. Contudo, certamente não há lei da natureza que assegure com precisão que um décimo da energia de um nível trófico seja transferido para o próximo. Uma compilação de estudos tróficos de uma ampla série de ambientes de água doce e marinho, por exemplo, revelou que as eficiências de transferência de nível trófico variaram entre 2 e 24%, embora a média fosse de 10,13% (Figura 17.24).

17.5.4 Fluxo de energia através de comunidades contrastantes

Considerando os valores precisos de produtividade primária líquida (PPL) em um ecossistema, bem como as EC, EA e EP para os diversos agrupamentos tróficos apresentados no modelo da Figura 17.22, seria possível prever e compreender a importância relativa das diferentes possíveis rotas de energia. Talvez não seja surpresa que nenhum estudo incorporou todos os compartimentos do ecossistema e todas as eficiências de transferência das espécies componentes. Contudo, são possíveis algumas generalizações, quando se comparam as propriedades brutas de sistemas contrastantes (Figura 17.25). Assim, o sistema decompositor é provavelmente responsável pela maioria da produção secundária e, portanto, por grande parte da perda de calor pela respiração, em cada comunidade do mundo. O sistema pastejador tem seu papel maior em comunidades planctônicas, onde uma grande porção da PPL é consumida viva e assimilada com eficiência bastante alta. Contudo, mesmo aqui, é evidente que densidades muito altas de bactérias heterotróficas na comunidade planctônica

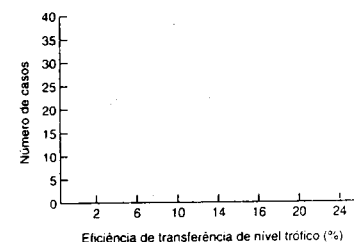



FIGURA 17.24 Distribuição de freqüências de eficiências de transferência de nível trófico em 48 estudos tróficos de comunidades aquáticas. Existe uma variação considerável entre os estudos e entre os níveis tróficos. A média é 10,13% (EP = 0,49) (segundo Pauly e Christensen, 1995).

subsistem de moléculas orgânicas dissolvidas excretadas por células fitoplanctônicas, talvez consumindo deste modo mais do que 50% da produtividade primária como matéria orgânica "morta" (Fenchel, 1987a). O sistema pastejador tem influência pequena em comunidades terrestres, porque o consumo por herbívoros e as eficiências de assimilação são baixas. Além disso, esse sistema é quase inexistente em muitos riachos pequenos e açudes, simplesmente porque a produtividade primária é muito baixa. Estes últimos dependem, para sua base de energia, da matéria orgânica morta produzida no ambiente terrestre, a qual é lixiviada ou carregada para a água. A comunidade bentônica de oceanos profundos tem uma estrutura trófica muito similar à de riachos e açudes (todas podem ser descritas como comunidades heterotróficas). Neste caso, a comunidade vive em água demasiadamente profunda para que a fotossíntese seja apreciável ou mesmo ocorra, mas essa comunidade obtém a sua base de energia de organismos mortos do fitoplâncton, bactérias, animais e sedimentos provenientes da comunidade autotrófica na zona eufótica acima. Segundo uma perspectiva diferente, o leito do oceano é equivalente ao chão de uma floresta sob um dossel impenetrável.

Podemos deslocar-nos das generalizações relativamente brutas para considerar, na Figura 17.26, uma gama maior de ecossistemas terrestres e aquáticos (dados compilados de mais de 200 registros publicados por Cebrian, 1999). A Figura 17.26a primeiro mostra a gama de valores para PPL em uma variedade de ecossistemas terrestres e aquáticos. A Figura 17.26b reenfatiza como a eficiência de consumo por pastejadores é particu-

FIGURA 17.25 Padrões gerais de fluxo de energia para: (a) uma floresta, (b) um campo, (c) uma comunidade planctônica marinha e (d) uma comunidade de riacho ou um açude pequeno. Os tamanhos relativos dos quadros e setas são proporcionais às grandezas relativas dos compartimentos e fluxos. MOM, matéria orgânica morta; PPL, produção primária líquida.

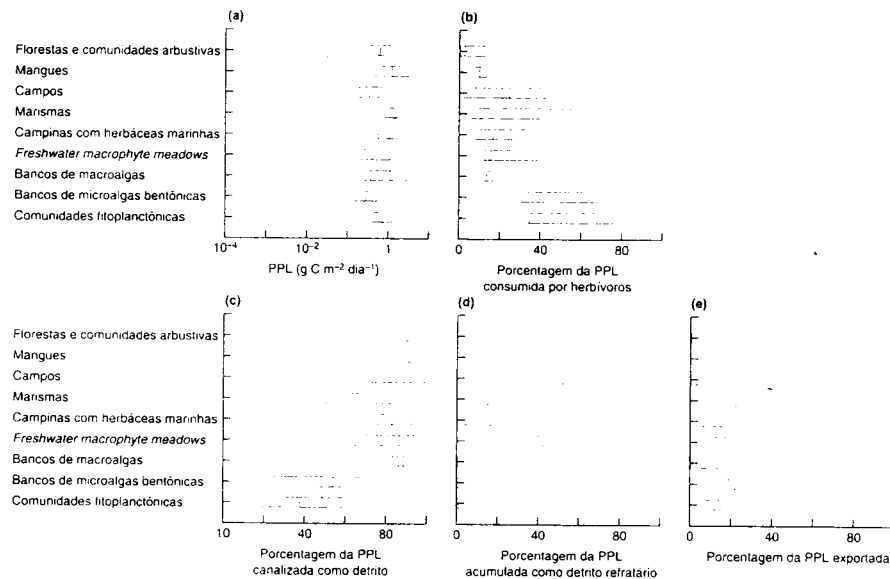



FIGURA 17.26 Diagramas mostrando uma gama de tipos de ecossistemas em relação a: (a) produtividade primária líquida (PPL), (b) porcentagem da PPL consumida por detritívoros, (c) porcentagem da PPL canalizada como detrito, (d) porcentagem da PPL acumulada como detrito refratário e (e) porcentagem da PPL exportada. Os diagramas abrangem valores com porcentagem quartil de 25 e 75%, e as linhas centrais representam a mediana de diversos estudos (segundo Cebrian, 1999).

larmente baixa em ecossistemas onde a biomassa vegetal contém uma presença considerável de tecido de sustentação e quantidades de nitrogênio e fósforo relativamente baixas (isto é, florestas, comunidades arbustivas e mangues). A biomassa vegetal não-consumida por herbívoros se torna detrito e contribui incomparavelmente com a maior parte para o quadro de matéria orgânica morta (MOM) na Figura 17.25. Não surpreendentemente, a porcentagem de PPL destinada ao detrito é a mais alta em florestas e a mais baixa em comunidades fitoplanctônicas e bentônicas de microalgas (Figura 17.26c). A biomassa vegetal de comunidades terrestres é impalatável não apenas para herbívoros; para decompositores e detritívoros, ela é também de digestão relativamente difícil. Assim, a Figura 17.26d mostra que uma proporção maior de produção primária se acumula como detrito refratário (persistindo por mais do que um ano) em florestas, comunidades arbustivas, campos e campinas com macrófitos de água doce. Por fim, a Figura 17.26e mostra a porcentagem da PPL que é exportada dos sistemas. Os valores são geralmente modestos (medianas de 20% ou menos), indicando que, na maioria dos casos, a maior parte da biomassa produzida em um ecossistema é nele consumida ou decomposta. As exceções mais óbvias são os mangues e, em particular, os bancos de macroalgas (que freqüentemente habitam costões rochosos), onde porções relativamente grandes de biomassa vegetal são removidas e afastadas pela ação de tempestades e marés.

Em geral, as comunidades compostas de plantas cuja estequiometria representa um *status* nutricional mais elevado (concentrações mais altas de nitrogênio e fósforo, isto é, razões C:N e C:P mais baixas) perdem uma porcentagem mais alta para herbívoros, produzem uma proporção menor de detrito, experimentam taxas de decomposição mais rápidas e, em conseqüência, acumulam menos detrito refratário e têm menores reservas de carbono orgânico morto (Cebrian, 1999).

A apresentação de informação na Figura 17.26 enfatiza padrões espaciais na maneira como a energia se desloca através de ecossistemas do mundo. Entretanto, não devemos perder de vista os padrões temporais que existem no balanço entre produção e consumo de matéria orgânica. A Figura 17.27 mostra como a PPB, a RE (soma da respiração autotrófica e heterotrófica) e a produtividade líquida do ecossistema (PLE) variaram sazonalmente durante cinco

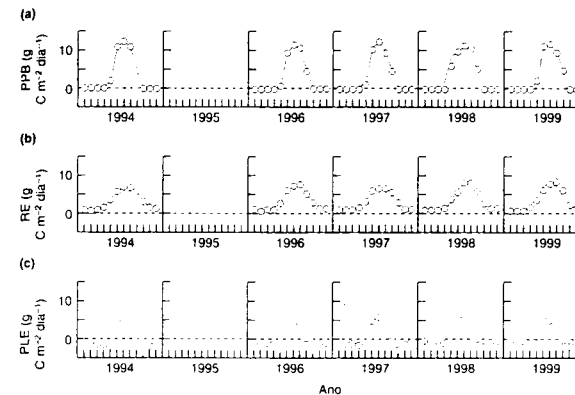



FIGURA 17.27 Valores médios mensais para: (a) produtividade primária bruta (PPB), (b) respiração do ecossistema (RE) e (c) produtividade líquida do ecossistema (PLE) em uma floresta com álamo no Canadá (segundo Arain *et al.*, 2002).

anos de estudo de uma floresta boreal com álamo (*Populus tremuloides*) no Canadá. A PPB anual total (a área sob as curvas de PPB na Figura 17.27a) foi a mais alta em 1998, quando a temperatura foi alta (provavelmente resultante de um evento de El Niño – ver a seguir), e a mais baixa em 1996, quando a temperatura foi especialmente baixa. As variações anuais na PPB (p. ex., 1.419 g C m^{-2} em 1998, 1.187 g C m^{-2} em 1996) foram grandes, quando comparadas com as variações na RE (1.132 g C m^{-2} e 1.106 g C m^{-2}, respectivamente), porque a ocorrência de primaveras quentes causou aumentos mais rápidos da fotossíntese do que a respiração. Isto levou no total a valores mais altos de PLE em anos mais quentes (290 g C m^{-2} em 1998, 80 g C m^{-2} em 1996). Observe como a PLE é negativa (a RE supera a PPB e as reservas de carbono estão sendo usadas pela comunidade), exceto nos meses de verão, quando a PPB supera consistentemente a RE. Neste local, os valores anuais cumulativos da PLE foram sempre positivos, indicando que mais carbono é fixado do que é respirado a cada ano e a floresta é um dreno de carbono. Entretanto, isto não é válido para todos os ecossistemas a cada ano (Falge *et al.*, 2002).

A floresta com álamo, discutida antes, absolutamente, não é o único ecossistema cujas variações anuais no fluxo de energia podem ser causadas por ciclos climáticos, como *EL Niño-Southern Oscillation* (ENSO, ver também Seção 2.4.1). Os eventos da ENSO exibem ocorrência esporádica, mais tipicamente a cada 3-6 anos. Durante tais eventos, a temperatura pode ser significativamente mais alta em alguns locais e mais baixas em outros. Igualmente significativa é a precipitação, que pode ser 4-10 vezes mais alta em algumas áreas (Holmgren *et al.*, 2001). El Niño tem sido correlacionado com mudanças drásticas em ecossistemas aquáticos (levando até ao colapso de atividades pesqueiras; Jordan, 1991). Mais recentemente, tornou-se óbvio que El Niño pode causar mudanças importantes igualmente no âmbito continental. A Figura 17.28 mostra a variação anual nos números de lagartas nas Ilhas Galápagos em um censo-padrão conduzido em anos diferentes desde 1977, plotada no mesmo gráfico com a precipitação anual. Ocorre uma correlação extraordinariamente forte por causa da dependência do número de lagartas em relação à produtividade primária, que é consideravelmente mais alta em anos úmidos. Vimos na Figura 17.20d como o número total de crias do tentilhão *Geospiza fortis* foi muito maior nos quatro anos de ENSO (círculos vazios na figura). Isto reflete, em anos muito mais úmidos, a produção muito maior das sementes, frutos e lagartas que eles consomem. Não aumenta somente o número de crias de tentilhões, mas também o tamanho de suas ninhadas e a probabilidade de criá-las com êxito até o estágio de emplumar-se.

Nosso conhecimento crescente do impacto de eventos da ENSO sobre o fluxo de energia através de ecossistemas sugere que as mudanças previstas em eventos meteorológicos extremos, esperadas como resultado da mudança climática global induzida pelo homem, afetarão profundamente os processos dos ecossistemas em muitas partes do mundo. Este tópico será retomado no Capítulo 22.

A seguir, examinaremos o fluxo de matéria através dos ecossistemas, reconhecendo que a taxa com que os recursos são fornecidos e usados por autótrofos e heterótrofos depende fundamentalmente do suprimento de nutrientes (Capítulo 18). Após, veremos como a produtividade do ecossistema ajuda a determinar as conseqüências das interações competitivas e entre predador e presa para a composição da comunidade (Capítulo 19), a ecologia da teia alimentar (Capítulo 20) e a riqueza em espécies (Capítulo 21).

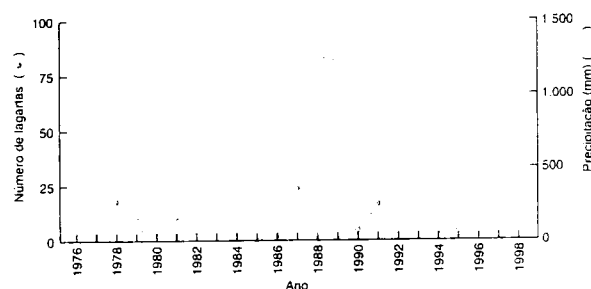



FIGURA 17.28 Variação anual no número de lagartas (± EP), segundo um censo-padrão em relação ao histograma de precipitação anual na ilha de Daphne Major, arquipélago de Galápagos (segundo Grant *et al*., 2000).

O termo ecossistema é usado para indicar a comunidade biológica (produtores primários, decompositores, detritívoros, herbívoros, etc.), junto com o ambiente abiótico em que ela está inserida. Lindemann lançou os fundamentos de uma ciência denominada energética ecológica, ao considerar a eficiência de transferência entre níveis tróficos – a partir da radiação incidente recebida por uma comunidade, passando por sua captura na fotossíntese das plantas verdes, até seu uso subseqüente pelos heterótrofos. Este é o tópico do presente capítulo.

Os corpos dos organismos vivos dentro de uma unidade de área constituem uma colheita em pé de biomassa. A produtividade primária refere-se à taxa com que a biomassa é produzida pelas plantas por unidade de área. A fixação total de energia pela fotossíntese é a produtividade primária bruta (PPB), uma parte da qual é respirada pelas plantas como respiração autotrófica (RA). A diferença entre PPB e RA é a produtividade primária líquida (PPL) e representa a taxa real de produção de nova biomassa que fica disponível para o consumo dos organismos heterotróficos. A taxa de produção de biomassa pelos heterótrofos é a produtividade secundária, e sua respiração é a respiração heterotrófica (RH). A produtividade líquida do ecossistema (PLE) é a PPB menos a respiração total (RA + RH).

Discutimos os padrões amplos da produtividade primária na face do globo e em relação às variações sazonais e anuais nas condições e observamos que as razões produtividade primária:biomassa são mais altas em comunidades aquáticas do que em terrestres.

Os fatores que limitam a produtividade primária terrestre são a energia solar (e particularmente seu uso ineficiente pelas plantas), a água e a temperatura (e suas interações complexas), a textura e a drenagem do solo, além da disponibilidade de nutrientes. O comprimento da estação de crescimento é especialmente influente. Em ambientes aquáticos, a produtividade primária depende, em particular, da disponibilidade da radiação solar (com padrões nítidos relacionados à profundidade da água) e dos nutrientes (os aportes de nutrientes em lagos por ações humanas, os aportes dos estuários para os oceanos e as zonas de ressurgências oceânicas são especialmente importantes).

Ao contrário das plantas, as bactérias heterotróficas, os fungos e os animais não conseguem, a partir de moléculas simples, produzir os compostos complexos ricos em energia de que necessitam. Eles obtêm sua matéria e energia diretamente consumindo material vegetal ou indiretamente de plantas comendo outros heterótrofos. Existe uma relação geral positiva entre produtividades primária e secundária em ecossistemas, mas a maior parte da produção primária passa, quando morta, através do sistema de detrito, e não através do sistema pastejador como material vivo. As rotas traçadas pela energia através das comunidades são determinadas por três eficiências de transferência de energia (eficiências de consumo, de assimilação e de produção). As eficiências de consumo no pastejo são mais altas onde as plantas possuem pouco tecido de sustentação estrutural e baixas razões C:N e C:P. Discutimos também os padrões temporais no equilíbrio entre a produtividade primária e o seu consumo por heterótrofos, bem como mostramos como os padrões climáticos amplos (como El Niño) podem influenciar profundamente as energéticas dos ecossistemas.

Capítulo 18
O Fluxo de Matéria Através dos Ecossistemas

18.1 Introdução

Os elementos e compostos químicos são fundamentais para os processos vitais da vida. Os organismos vivos gastam energia para extrair compostos químicos do seu ambiente; eles os retêm e os usam por um período, para, posteriormente, perdê-los outra vez. Portanto, as atividades dos organismos influenciam profundamente os padrões de fluxo de matéria química na biosfera. Os ecofisiologistas procuram saber como os organismos obtêm e utilizam os compostos químicos de que necessitam (ver Capítulo 3). Neste capítulo, como no anterior, mudamos a ênfase e consideramos as maneiras pelas quais a biota, em uma área continental ou dentro de um volume de água, acumula, transforma e transporta matéria entre os diferentes componentes do ecossistema. A área escolhida pode ser o globo terrestre, um continente, uma bacia hidrográfica ou simplesmente um metro quadrado.

18.1.1 Relações entre fluxo de energia e ciclagem de nutrientes

O grande componente da matéria viva em qualquer comunidade é a água. O resto é constituído principalmente de compostos de carbono (95% ou mais), e esta é a forma em que a energia é acumulada e armazenada. A energia é essencialmente dissipada quando os compostos de carbono são oxidados em dióxido de carbono (CO_2) pelo metabolismo de tecidos vivos ou dos seus decompositores. Embora tenhamos considerado os fluxos de energia e carbono em capítulos separados, os dois estão intimamente ligados em todos os sistemas biológicos.

O carbono entra na estrutura trófica de uma comunidade quando uma molécula simples, CO_2, é absorvida na fotossíntese. Se for incorporado à produtividade primária líquida, ele fica disponível para consumo como parte de uma molécula de açúcar, de gordura, de proteína ou, muitas vezes, de celulose. Ele segue a mesma rota da energia, sendo sucessivamente consumido, defecado, assimilado e talvez incorporado à produtividade secundária em um compartimento trófico. Quando a molécula altamente energética, onde o carbono se localiza, é por fim utilizada para fornecer energia para realizar trabalho, a energia é dissipada sob forma de calor (conforme discutimos no Capítulo 17), e o carbono é liberado novamente para a atmosfera como CO_2. Aqui termina a forte ligação entre energia e carbono.

Uma vez transformada em calor, a energia não pode mais ser usada por organismos vivos para realizar trabalho ou como combustível para a síntese de biomassa (seu único papel possível é momentâneo, ajudando a manter a temperatura corporal). O calor é por fim perdido para a atmosfera e não pode mais ser reciclado. O carbono do CO_2, ao contrário, pode ser utilizado novamente na fotossíntese. O carbono e todos os outros elementos nutrientes (p. ex., nitrogênio, fósforo, etc.) estão disponíveis às plantas como moléculas inorgânicas simples ou íons na atmosfera (CO_2) ou como íons dissolvidos na água (nitrato, fosfato, potássio, etc.). Cada um pode ser incorporado a complexos compostos de carbono orgânico constituintes da biomassa. Basicamente, no entanto, quando os compostos de carbono são metabolizados a CO_2, os nutrientes minerais são liberados novamente sob forma inorgânica simples. Uma outra planta pode, então, absorvê-los, e, portanto, um átomo individual de um elemento nutriente pode passar repetidamente de uma cadeia alimentar para outra. A Figura 18.1 ilustra a relação entre o fluxo de energia e a ciclagem de nutrientes.

Pela sua própria natureza, cada joule de energia pode ser *usado* apenas uma vez, e os nutrientes químicos, os blocos construtores de biomassa, podem mudar a forma da molécula da qual fazem parte (p. ex., nitrato-N para proteína-N para nitrato-N). Eles podem ser utilizados de novo e reciclados repetidamente. Ao contrário da energia da radiação solar, os nutrientes não têm um fornecimento inalterável; o processo de retenção de alguma parte na biomassa *viva* reduz o suprimento remanescente para o restante da comunidade. Se os vegetais e seus consumidores não

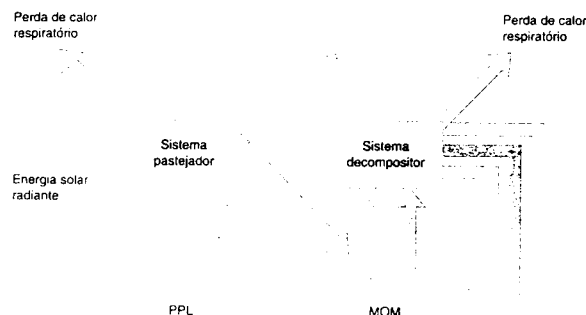



FIGURA 18.1 Diagrama mostrando a relação entre o fluxo de energia (setas mais claras) e a ciclagem de nutrientes. Os nutrientes localizados na matéria orgânica (setas mais escuras) são distinguidas do estado inorgânico livre (seta branca). MOM = matéria orgânica morta; PPL = produção primária líquida.

fossem posteriormente decompostos, o fornecimento de nutrientes seria esgotado, e a vida sobre o planeta cessaria. A atividade dos organismos heterotróficos é fundamental para a realização da ciclagem de nutrientes e para a manutenção da produtividade. A Figura 18.1 mostra a liberação de nutrientes em sua forma inorgânica simples ocorrendo somente a partir do sistema decompositor. Na realidade, uma parte é liberada também do sistema pastejador. O sistema decompositor, entretanto, desempenha um papel muito importante na ciclagem de nutrientes.

A Figura 18.1 descreve um quadro bastante simplificado em um importante aspecto. Nem todos os nutrientes liberados durante a decomposição são necessariamente absorvidos novamente pelos vegetais. A ciclagem de nutrientes nunca é perfeita, e alguns deles são exportados, por escoamento, da terra para os cursos d'água (finalmente, para os oceanos): outros nutrientes, como o nitrogênio e o enxofre, que possuem fases gasosas, podem ser perdidos para a atmosfera. Além disso, uma comunidade recebe suprimentos adicionais de nutrientes que não dependem diretamente de entradas de matéria decomposta recentemente – minerais dissolvidos na chuva, por exemplo, ou derivados do intemperismo de rochas.

18.1.2 Biogeoquímica e ciclos biogeoquímicos

Podemos imaginar que os *pools* de elementos químicos existem compartimentos. Alguns compartimentos ocorrem na *atmosfera* (carbono no CO_2, nitrogênio como nitrogênio gasoso, etc.), alguns nas rochas da *litosfera* (cálcio como um constituinte de carbonato de cálcio, potássio no feldspato) e outros na *hidrosfera* – a água no solo, em cursos d' água, lagos ou oceanos (nitrogênio em nitrato dissolvido, fósforo em fosfato, carbono em ácido carbônico, etc.). Em todos esses casos, os elementos existem sob forma inorgânica. Os organismos vivos (a biota) e os corpos mortos e em decomposição, por sua vez, podem ser considerados como compartimentos constituídos de elementos sob forma orgânica (carbono em celulose ou gordura, nitrogênio em proteína, fósforo em trifosfato de adenosina, etc.). A biogeoquímica é a ciência que estuda os processos químicos que ocorrem dentro desses compartimentos e, mais especificamente, dos fluxos de elementos entre eles.

Muitos fluxos geoquímicos ocorrem na ausência de vida, pelo simples fato de todas as formações geológicas acima do nível do mar estarem sofrendo erosão e degradação. Os vulcões liberam enxofre para a atmosfera, quer os organismos estejam presentes ou não. Por outro lado, os organismos alteram a taxa de fluxo e o fluxo diferencial dos elementos, pela extração e reciclagem de alguns compostos químicos do manancial geoquímico subjacente (Waring e Schlesinger, 1985). O termo biogeoquímica é apropriado.

O fluxo de matéria pode ser investigado em diferentes escalas espaciais e temporais. Os ecólogos interessados nos ganhos, nos usos e nas perdas de nutrientes pela comunidade de um pequeno açude ou de um hectare de campo podem enfocar os *pools* locais de compostos químicos. Eles não precisam ocupar-se da contribuição de vulcões ao estoque de nutrientes ou do possível destino de nutrientes lixiviados do continente que são finalmente depositados no leito oceânico. Em uma escala maior, constatamos que a química da água corrente é muito influenciada pela biota da área de terra que drena (sua bacia hidrográfica; ver Seção 18.2.4) e, por sua vez, influencia a química e a biota do lago, do estuário ou do mar para o qual flui. Nas Seções 18.2 e 18.3, trataremos dos detalhes dos fluxos de nutrientes através de ecossistemas terrestres e aquáticos. Outros investigadores estão interessados na escala global. Eles retratam uma imagem dos conteúdos e fluxos dos compartimentos mais amplos concebíveis – a atmosfera integral, os oceanos como um todo, etc. Os ciclos biogeoquímicos globais serão discutidos na Seção 18.4.

18.1.3 Estoques de nutrientes

As possibilidades de ganhos e perdas de nutrientes pelos ecossistemas são as mais diversas (Figura 18.2). Podemos construir um estoque de nutrientes mediante a identificação e a medição de todos os processos dos lados (crédito e débito) da equação. Para alguns nutrientes, em alguns ecossistemas, o estoque pode estar praticamente em equilíbrio.

Em outros casos, as entradas superam as saídas, e os nutrientes se acumulam nos compartimentos da biomassa viva e da matéria orgânica morta. Isso é especialmente evidente durante a sucessão na comunidade (ver Seção 17.4).

Por fim, as saídas podem superar as entradas, se a biota sofrer perturbações por eventos como o fogo, desfolhamento intenso (causada, p. ex., por um ataque de gafanhotos) ou desmatamento em grande escala ou colheita da safra. Uma outra forma importante de perda em sistemas terrestres ocorre quando a exportação mineral (p. ex., de cátions devido à chuva ácida) supera a reposição proveniente das atividades de desagregação.

Os componentes dos estoques de nutrientes são discutidos a seguir.

18.2 Estoques de nutrientes em ecossistemas terrestres

18.2.1 Entradas para as comunidades terrestres

O intemperismo da rocha matriz e do solo é em geral a principal fonte de nutrientes como cálcio, ferro, magnésio, fósforo e potássio, que podem, então, ser absorvidos através das raízes das plantas. O intemperismo mecânico é causado por processos, como o congelamento da água e o crescimento de raízes nas fendas. Entretanto, muito mais importante para a liberação de nutrientes vegetais são os processos de intemperismo químico. A carbonatação é um processo de significado especial e consiste na reação do ácido carbônico (H_2CO_3) com minerais, para liberar íons como cálcio e potássio. A dissolução simples de minerais em água também disponibiliza nu-

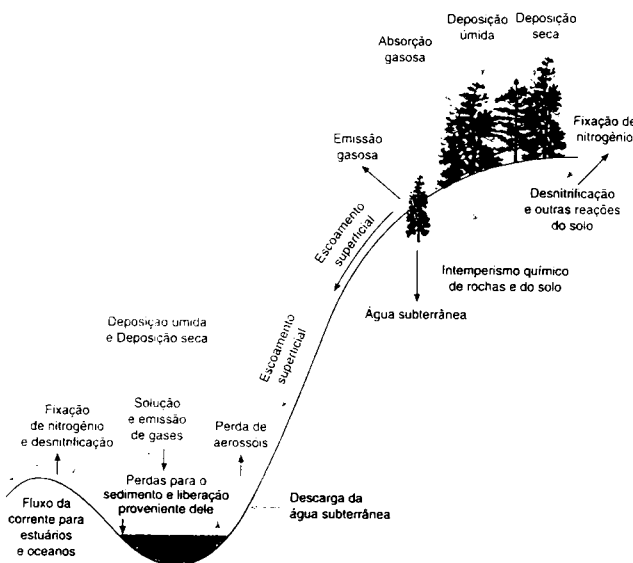



FIGURA 18.2 Componentes dos estoques de nutrientes de um sistema terrestre e de um aquático. Observe que as duas comunidades estão ligadas por fluxo de corrente, que é uma saída importante do sistema terrestre e uma entrada importante para o sistema aquático. As entradas são mostradas em marrom, e as saídas, em preto.

trientes da rocha e do solo, e o mesmo se obtém com as reações hidrolíticas envolvendo ácidos orgânicos liberados pelos fungos ectomicorrízicos (ver Seção 13.8.1) associados a raízes das plantas (Figura 18.3).

O CO_2 atmosférico é a fonte do conteúdo de carbono de comunidades terrestres. Similarmente, o nitrogênio gasoso proveniente da atmosfera fornece a maior parte do conteúdo de nitrogênio das comunidades. Vários tipos de bactérias e algas verde-azuladas possuem a enzima nitrogenase e convertem o nitrogênio atmosférico em íons amônio (NH_4^+) solúveis, que podem depois ser absorvidos pelas raízes e utilizados pelas plantas. Todos os ecossistemas terrestres recebem um pouco de nitrogênio disponível pela atividade de bactérias de vida livre, mas as comunidades que contêm plantas como leguminosas e o amieiro (*Alnus* spp.), cujos nódulos das raízes contêm bactérias simbiontes fixadoras de nitrogênio (ver Seção 13.10), podem receber por esta via um aporte substancial deste elemento. Por exemplo, mais do que 80 kg ha^{-1} ano^{-1} de nitrogênio foram disponibilizados por fixação biológica em uma plantação de amieiro, em comparação com 1 a 2 kg ha^{-1} ano^{-1} provenientes da chuva (Bormann e Gordon 1984); e a fixação de nitrogênio por leguminosas pode ser ainda mais expressiva: valores na faixa de 100 a 300 kg ha^{-1} ano^{-1} não são incomuns.

Outros nutrientes provenientes da atmosfera se tornam disponíveis às comunidades como *deposição úmida* (na chuva, neve e neblina) ou *deposição seca* (queda de partículas durante períodos sem chuva e absorção gasosa). A chuva não é água pura, pois contém substâncias químicas derivadas de várias fontes: (i) gases-traço, como óxidos de enxofre e nitrogênio; (ii) aerossóis produzidos quando gotículas de água provenientes dos oceanos evaporam na atmosfera e liberam partículas ricas em sódio, magnésio, cloreto e sulfato; (iii) partículas de poeira de incêndios, vulcões e vendavais, freqüentemente ricas em cálcio, potássio e sulfato. A chuva é formada por componentes que servem de núcleos para a formação das gotas de água (*rainout*) e por outros componentes, particulados e gasosos, que são lavados da atmosfera quando a chuva cai (*washout*) (Waring e Schlesinger, 1985). No início da chuva, as concentrações de nutrientes são mais elevadas, mas elas caem à medida que a atmosfera se torna progressivamente limpa. Em relação à chuva, a neve retira menos efetivamente substâncias químicas da atmosfera, mas as gotículas de neblina possuem concentrações iônicas especialmente altas. Os nutrientes dissolvidos na precipitação se tornam disponíveis às plantas em geral quando a água alcança o solo e pode ser absorvida pelas suas raízes. Todavia, parte dos nutrientes é absorvida diretamente pelas folhas.

A deposição seca pode ser um processo particularmente importante em comunidades com uma estação seca longa. Na Espanha, em quatro florestas de carvalho espanhol (*Quercus pyrenaica*) situadas ao longo de um gradiente de precipitação, por exemplo, em certas ocasiões, a deposição seca foi responsável por mais do que a metade do aporte atmosférico de magnésio, manganês, ferro, fósforo, potássio, zinco e cobre recebido pelo dossel (Figura 18.4). Para a maioria dos elementos, a importância da deposição seca foi mais acentuada em florestas de ambientes mais secos. Contudo, a deposição seca não foi insignificante para florestas de locais mais úmidos. A Figura 18.4 exibe também, para cada nutriente, a demanda florestal anual (aumento anual da biomassa acima da superfície do solo multiplicado pela concentração mineral na biomassa). O aporte anual de muitos elementos na deposição úmida e na deposição seca foi muito maior do que o necessário para satisfazer a demanda (p. ex., Cl, S, Na, Zn). Porém, para outros elementos, e especialmente para florestas em ambientes mais secos, os aportes atmosféricos anuais praticamente se equipararam à demanda (p. ex., P, K, Mn, Mg) ou foram inadequados (N, Ca). Naturalmente, os déficits de elementos seriam maiores se a produtividade das raízes fosse levada em consideração, e outras fontes de aporte de nutrientes devem ser especialmente significativos para vários desses elementos.

Ao mesmo tempo em que podemos imaginar os aportes de deposição úmida e deposição seca chegando verticalmente, parte do padrão de ingresso de nutrientes em uma floresta depende da capacidade que ela tem de interceptar aqueles movidos horizontalmente pelo ar. Isso foi demonstrado para florestas caducifólias mistas no estado de New York, quando Weathers e colaboradores (2001) mostraram que as entradas de enxofre, nitrogênio e cálcio na borda da floresta foram 17 a 56% maiores do que no seu interior. A tão difundida tendência de fragmentação de florestas resultante de ações humanas tem prováveis conseqüências negativas para seus estoques de nutrientes, pois florestas mais fragmentadas possuem uma proporção maior de hábitat de borda.

FIGURA 18.3 Os fungos ectomicorrízicos associados a raízes de árvores podem mobilizar fósforo, potássio, cálcio e magnésio provenientes de substratos minerais sólidos, mediante secreção orgânica ácida. Esses nutrientes tornam-se depois disponíveis à planta hospedeira por meio de um componente fúngico denominado micélio (segundo Landeweert *et al.*, 2001).

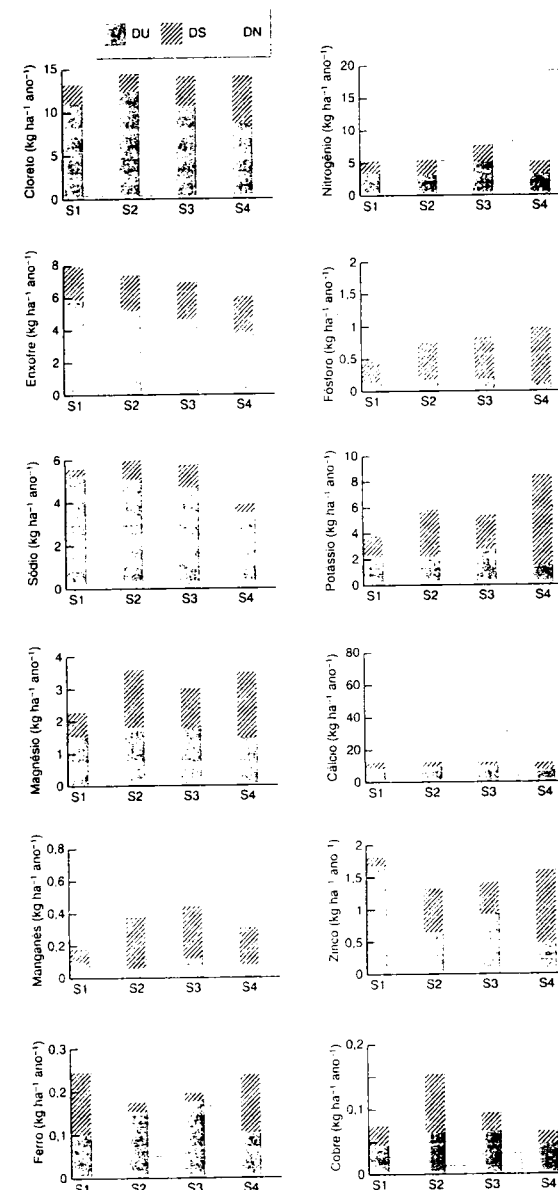



FIGURA 18.4 Aporte atmosférico anual como deposição úmida (DU) e deposição seca (DS), comparado à demanda anual de nutrientes (DN; considerada para o crescimento das árvores acima da superfície do solo), para quatro florestas de carvalho ao longo de um gradiente de precipitação (S1 é o local mais úmido, S4, o local mais seco) na Espanha (segundo Marcos e Lancho, 2002).

A água corrente desempenha um papel importante na saída de nutrientes provenientes de ecossistemas terrestres (ver Seção 18.3). Entretanto, em poucos casos, o fluxo da corrente pode fornecer uma entrada expressiva para as comunidades terrestres, quando, após uma inundação, o material é depositado em planícies aluviais.

Por último, mas também muito importante, as atividades humanas contribuem com entradas expressivas de nutrientes para muitas comunidades. Por exemplo, as quantidades de CO_2 e óxidos de nitrogênio e enxofre na atmosfera têm aumentado pela queima de combustíveis fósseis, bem como as concentrações de nitrato e fosfato na água corrente têm crescido pelas práticas agrícolas e pelo despejo de esgotos. Essas mudanças têm conseqüências de longo alcance, que serão discutidas mais tarde.

18.2.2 Saídas provenientes de comunidades terrestres

Um átomo de nutriente pode ser absorvido por uma planta que é ingerida por um herbívoro, o qual, após, morre e é decomposto, liberando o átomo de volta para o solo, onde ele é absorvido pelas raízes de uma outra planta. Dessa maneira, os nutrientes podem circular dentro da comunidade durante muitos anos. De maneira alternativa, o átomo pode passar através do sistema em poucos minutos, talvez sem qualquer interação com a biota. Seja qual for o caso, o átomo por fim será perdido por meio de um dos vários processos que removem nutrientes do sistema (Figura 18.2). Esses processos constituem o lado do débito da equação do estoque de nutrientes.

A liberação para a atmosfera é uma rota de perda de nutrientes. Em muitas comunidades, existe um equilíbrio anual aproximado no estoque de carbono; o carbono fixado pelas plantas fotossintetizantes é equilibrado pelo carbono liberado para a atmosfera como CO_2 oriundo da respiração de plantas, de microrganismos e de animais. Outros gases são liberados pelas atividades de bactérias anaeróbicas. O metano é uma substância bem conhecida dos solos de pântanos e florestas de planícies aluviais, produzida por bactérias da zona anóxica inundada de solos de terras úmidas. Todavia, seu fluxo líquido para a atmosfera depende da taxa em que é produzido em relação à sua taxa de consumo pelas bactérias aeróbicas nos horizontes do solo mais superficiais não-saturados, com cerca de 90% consumido antes que ele alcance a atmosfera (Bubier e Moore, 1994). O metano igualmente pode ser de alguma importância em locais mais secos. Ele é produzido pela fermentação anaeróbica nos estômagos de animais pastejadores. Em florestas de altitude, períodos de precipitação intensa podem produzir condições anaeróbicas que persistem por certo tempo dentro de microambientes na camada orgânica do solo (Sexstone *et al.*, 1985). Em tais locais, bactérias como *Pseudomonas* reduzem o nitrato a nitrogênio gasoso ou N_2O no processo de desnitrificação. As próprias plantas podem ser fontes diretas de liberação de gases e particulados. Por exemplo, os dosséis das florestas produzem hidrocarbonetos voláteis (p. ex., terpenos), e árvores de florestas tropicais emitem aerossóis contendo fósforo, potássio e enxofre (Waring e Schlesinger, 1985). Por fim, o gás amônia é liberado durante a decomposição de excrementos de vertebrados e representa um componente importante no estoque de nutrientes de muitos sistemas (Sutton *et al.*, 1993).

Outras rotas de perda de nutrientes são importantes em circunstâncias especiais. Por exemplo, o fogo, em pouco tempo, pode converter em CO_2 uma grande parte do carbono de uma comunidade. A perda de nitrogênio como gás volátil pode ser igualmente dramática: durante uma queimada intensa em uma floresta de coníferas no noroeste dos EUA, 855 kg ha^{-1} (igual a 39% do *pool* de nitrogênio orgânico) foram perdidos desta maneira (Grier, 1975). Constataram-se também perdas substanciais de nutrientes quando os silvicultores removem as árvores ou os agricultores colhem os produtos de suas lavouras.

Para muitos elementos, a rota mais importante de perda está no fluxo da corrente. A água que drena do solo de uma comunidade terrestre, via água subterrânea, para um curso d'água transporta uma carga de nutrientes que é parcialmente dissolvida e parcialmente particulada. Com exceção do ferro e do fósforo, que não são móveis nos solos, a perda de nutrientes vegetais ocorre predominantemente em solução. Os particulados no fluxo da corrente se apresentam como matéria orgânica morta (em especial folhas de árvores) e como partículas inorgânicas. Após a precipitação ou o derretimento da neve, a água que drena para os riachos é em geral mais diluída do que durante os períodos secos, quando as águas concentradas da solução do solo representam uma maior contribuição. Entretanto, o efeito do volume compensa em muito as concentrações mais baixas nos períodos úmidos. Portanto, a perda total de nutrientes é geralmente a mais alta quando a precipitação e a descarga do riacho são elevadas. Em regiões onde a rocha matriz é permeável, as perdas ocorrem não somente por fluxo de corrente, mas também na água subterrânea profunda. Essa água pode desembocar em um curso d'água ou lago, após um certo período e a alguma distância da comunidade terrestre.

18.2.3 As entradas e saídas de carbono podem variar com a idade da floresta

Law e colaboradores (2001) compararam os padrões de armazenamento e fluxo de carbono em uma floresta jovem (abatida há 22 anos) e em uma floresta madura (não-explorada, árvores de 50 a 250 anos), ambas com pinheiro ponderosa (*Pinus ponderosa*), no Oregon, EUA. Seus resultados estão resumidos na Figura 18.5.

O conteúdo total de carbono do ecossistema (vegetação, detritos e solo) da floresta madura foi aproximadamente o

dobro do da floresta jovem. Houve diferenças notáveis na porcentagem de carbono armazenado na biomassa viva (61% na madura, 15% na jovem) e na madeira morta sobre o chão da floresta (6% na madura, 26% na jovem). Essas diferenças refletem a influência da matéria orgânica no solo e de restos lenhosos na floresta jovem, derivados do período pré-exploratório da sua história. Quanto à biomassa viva, a floresta madura conteve mais do que 10 vezes em relação à floresta jovem, com a maior diferença no componente lenhoso da biomassa arbórea.

A produtividade primária abaixo da superfície do solo diferiu pouco entre as duas florestas, mas, pelo fato de a floresta jovem exibir uma produtividade primária líquida acima da superfície do solo (PPLC) muito mais baixa, a produtividade primária líquida (PPL) total foi 25% mais alta na floresta madura. Os arbustos responderam por 27% da PPLC na floresta jovem, mas apenas 10% na floresta madura. A respiração heterotrófica (decompositores, detritívoros e outros animais) foi um pouco mais baixa na floresta madura do que a PPL, indicando que esta floresta é um dreno líquido de carbono. Na floresta jovem, contudo, a respiração heterotrófica superou a PPL, tornando este local uma fonte líquida de CO_2 para a atmosfera. Em ambas as florestas, a respiração da comunidade do solo foi responsável por 77% da respiração heterotrófica total.

Esses resultados fornecem uma boa ilustração das rotas, dos armazenamentos e dos fluxos de carbono em comunidades florestais. Eles também servem para enfatizar que as entradas e saídas de nutrientes não estão sempre em equilíbrio nos ecossistemas.

18.2.4 Importância da ciclagem de nutrientes em relação às entradas e saídas

Pelo fato de muitas perdas de nutrientes de comunidades terrestres serem canalizadas através dos riachos, uma comparação da química da água corrente com a da precipitação pode revelar muito sobre a absorção diferencial e a ciclagem de elementos químicos pela biota terrestre. Que importância tem realmente a ciclagem de nutrientes em relação ao seu gasto? A quantidade de nutrientes ciclada por ano é menor ou maior do que os suprimentos e perdas externos? O estudo mais aprofundado sobre esta questão foi realizado por Likens e colaboradores na Floresta Experimental de Hubbard Brook, uma área de floresta caducifólia temperada drenada por pequenos riachos e localizada nas White Mountains de New Hampshire, EUA. A bacia hidrográfica – a extensão do ambiente terrestre drenada por um determinado riacho – foi considerada como unidade de estudo devido ao papel desempenhado pelos riachos na exportação de nutrientes. Definiram-se seis bacias pequenas e seus fluxos de saída foram monitorados. Uma rede de pluviômetros registrou as quantidades de chuva, neve com chuva e neve. As análises químicas da precipitação e da água dos riachos possibilitaram calcular as quantidades de diversos nutrientes que entravam e saíam do sistema (essas quantidades estão indicadas na Tabela 18.1). Durante todos os anos do estudo encontrou-se um padrão similar. Na maioria dos casos, a saída de nutrientes químicos por escoamento superficial era superior à sua entrada por chuva, neve com chuva e neve. A rocha matriz e o solo, intemperizados e lixiviados a uma taxa de aproximadamente 70 g m^{-2} ano^{-1}, constituem a fonte adicional de compostos químicos.

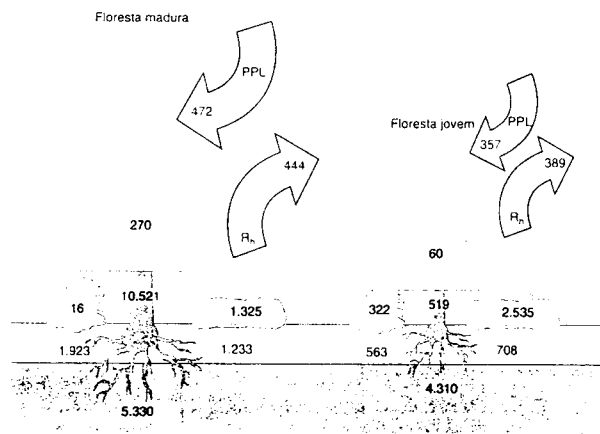



FIGURA 18.5 Estoques anuais de carbono para uma floresta madura e uma floresta jovem, ambas com *Pinus ponderosa*. Os valores de armazenamento do carbono estão em g C m^{-2}, e a produtividade primária líquida (PPL) e a respiração heterotrófica (R_h) estão em g C m^{-2} ano^{-1} (setas). Os números acima da superfície do solo representam o armazenamento do carbono na folhagem das árvores, na biomassa restante da floresta, nas plantas do sub-bosque e na madeira morta sobre o chão da floresta. Os números logo abaixo da superfície do solo se referem às raízes das árvores e à serrapilheira. Os números mais abaixo correspondem ao carbono do solo (segundo Law *et al.*, 2001).

TABELA 18.1 Estoques anuais de nutrientes para bacias arborizadas de Hubbard Brook (kg ha^{-1} ano^{-1}). As entradas correspondem a materiais dissolvidos na precipitação ou como deposição seca. As saídas correspondem às perdas na água corrente como material dissolvido e matéria orgânica particulada (segundo Likens *et al.*, 1971)

	NH_4^+	NO_3^-	K^+	Ca^{2+}	Mg^{2+}	Na^+
Entradas	2,7	16,3	1,1	2,6	0,7	1,5
Saídas	0,4	8,7	1,7	11,8	2,9	6,9
Variação líquida*	+2,3	+7,6	–0,6	–9,2	–2,2	–5,4

* A variação líquida é positiva quando a bacia ganha matéria e é negativa quando ela perde.

Em quase todos os casos, as entradas e saídas de nutrientes foram pequenas, em comparação com as quantidades mantidas na biomassa e recicladas dentro do sistema. O nitrogênio, por exemplo, ingressou no sistema não somente pela precipitação (6,5 kg ha^{-1} ano^{-1}), mas também por meio da fixação do nitrogênio atmosférico por microrganismos (14 kg ha^{-1} ano^{-1}). (Observe que a desnitrificação por outros microrganismos, liberando nitrogênio para a atmosfera, também ocorre, embora não tenha sido medida.) A exportação para os riachos de apenas 4 kg ha^{-1} ano^{-1} destaca quão seguramente o nitrogênio é mantido e ciclado dentro da biomassa florestal. A saída para os riachos representa apenas 0,1% da colheita em pé do nitrogênio total mantido na matéria orgânica viva e morta da floresta. O nitrogênio teve um comportamento incomum, pois sua perda líquida por escoamento superficial em direção aos riachos foi inferior à sua entrada pela precipitação, refletindo a complexidade das entradas e saídas e a eficiência da sua ciclagem. Contudo, apesar da perda líquida de outros nutrientes por parte da floresta, a exportação destes foi ainda inferior em relação às quantidades fixadas na biomassa. Em outras palavras, a norma é uma reciclagem relativamente eficiente.

Em um experimento de grande escala, todas as árvores de uma das bacias de Hubbard Brook foram cortadas, e foi aplicado herbicida para impedir o rebrotamento. A exportação total de nutrientes inorgânicos dissolvidos da bacia perturbada subiu, então, 13 vezes em relação à taxa normal (Figura 18.6). Dois fenômenos foram responsáveis por isso. Primeiro, a enorme redução das superfícies transpirantes (folhas) permitiu que 40% mais de chuva passassem através da água subterrânea e fossem descarregadas nos cursos d'água, e este aumento do fluxo de saída causou taxas maiores de lixiviação de substâncias químicas e de

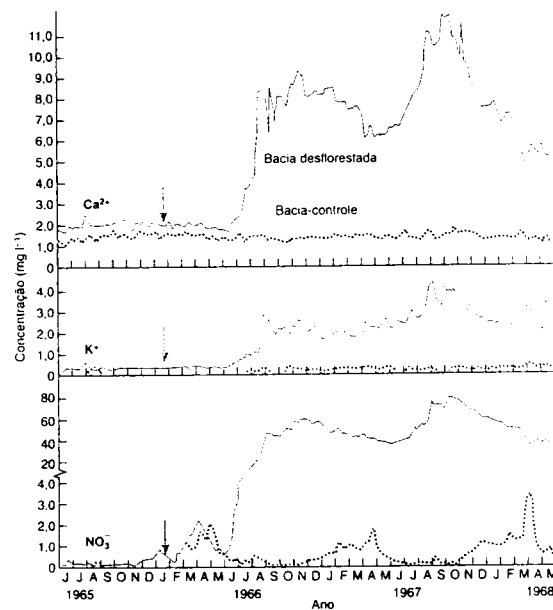



FIGURA 18.6 Concentração de íons na água corrente da bacia desflorestada experimentalmente e de uma bacia-controle em Hubbard Brook. O momento do desflorestamento está indicado por setas. Observe que o eixo vertical dos "nitratos" tem uma descontinuidade (segundo Likens e Borman, 1975).

intemperismo das rochas e do solo. Em segundo lugar, e mais significativo, o desflorestamento rompeu efetivamente a ciclagem interna de nutrientes do sistema, ao separar o processo de decomposição do processo de absorção pelas plantas. Na ausência de absorção de nutrientes na primavera, quando as árvores caducifólias haviam começado a produção, os nutrientes inorgânicos liberados pela atividade dos decompositores ficaram disponíveis para serem lixiviados pela água de drenagem.

O efeito principal do desflorestamento foi sobre o nitrogênio dos nitratos, enfatizando a ciclagem normalmente eficiente à qual o nitrogênio inorgânico está submetido. A saída de nitrato para os cursos d'água aumentou 60 vezes após o distúrbio. Outros íons biologicamente importantes também foram lixiviados mais rapidamente, em conseqüência da separação dos mecanismos de ciclagem de nutrientes (potássio: aumentou 14 vezes; cálcio: sete vezes; magnésio: cinco vezes). Contudo, a perda de sódio, um elemento com menor significado biológico, mostrou uma alteração menos drástica depois do desflorestamento (aumento de 2,5 vezes). Presumivelmente, ele apresenta uma ciclagem menos eficiente na floresta e, desse modo, a separação teve um efeito menor.

18.2.5 Alguns pontos-chave sobre estoques de nutrientes em ecossistemas terrestres

Os exemplos discutidos mostraram que os ecossistemas geralmente não possuem um equilíbrio entre entradas e saídas de nutrientes. Entretanto, em muitos casos (como na Floresta de Hubbard Brook), nutrientes como o nitrogênio têm um peso importante na ciclagem, e as entradas e saídas são pequenas em comparação aos *pools* armazenados. Para o carbono, igualmente, os fluxos podem ser pequenos em comparação com o armazenamento, mas observe que a superioridade da ciclagem não é a regra neste caso; as moléculas de carbono no CO_2 respirado raramente serão as mesmas absorvidas pela fotossíntese (devido ao enorme *pool* de CO_2 envolvido).

Vimos também que os estoques de nutrientes de uma única categoria de ecossistema podem diferir completamente, seja devido a propriedades internas (a idade das árvores nas florestas com pinheiro, na Seção 18.2.3) ou a fatores externos (a aridez do clima nas florestas com carvalho, na Figura 18.4). Similarmente, em um campo semi-árido no Colorado, a disponibilidade de nitrogênio para as plantas herbáceas adjacentes às raízes crescendo ativamente foi maior nos meses mais chuvosos (Figura 18.7).

Muitos outros fatores têm influência sobre as taxas de fluxo e as reservas de nutrientes. Por exemplo, a estequiometria de elementos na folhagem (e, portanto, nos detritos, quando as folhas morrem) pode influenciar as taxas de decomposição e o fluxo de nutrientes (ver Seção 11.2.4). Existe uma

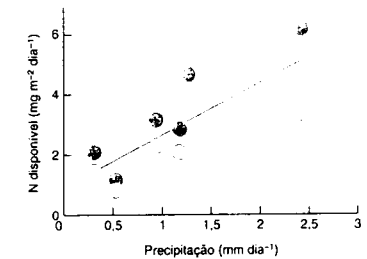



FIGURA 18.7 Nitrogênio disponível para as raízes da gramínea *Bouteloua gracilis* crescendo ativamente em ecossistemas de estepe baixa, em relação à precipitação no período de estudo. Os valores para os seis períodos de amostragem correspondem às médias de oito parcelas replicadas. = parcelas dispostas na descendente; = parcelas dispostas na ascendente (segundo Hook e Burke, 2000).

razão C:N teórica de 30:1 crítica para detritos, acima da qual as bactérias e os fungos são limitados pelo nitrogênio, quando então absorvem íons amônio e nitrato exógeno provenientes do solo, competindo com as plantas por estes recursos (Daufresne e Loreau, 2001). Quando a razão C:N está abaixo de 30:1, os micróbios são limitados pelo carbono, e a decomposição aumenta o nitrogênio inorgânico no solo, que pode, por sua vez, aumentar a absorção de nitrogênio pela planta (Kaye e Hart, 1997). Em geral, as plantas são limitadas pelo nitrogênio com mais freqüência e os micróbios são limitados pelo carbono, e, enquanto os micróbios são mais importantes no controle da ciclagem de nitrogênio, as plantas regulam as entradas de carbono que controlam a atividade microbiana (Knops *et al.*, 2002).

Uma propriedade química da folhagem completamente diferente pode ter um efeito igualmente drástico. Os polifenóis representam uma classe de metabólitos secundários amplamente distribuída em plantas e com freqüência proporcionam proteção contra ataque; sua evolução em geral é interpretada em termos de defesa contra herbívoros. Entretanto, os polifenóis nos detritos podem também influenciar o fluxo de nutrientes do solo (Hattenschwiler e Vitousek, 2000). Tem sido constatado que classes diferentes de polifenóis afetam a germinação de esporos de fungos e o crescimento das hifas. Verifica-se também que eles inibem bactérias nitrificantes e as suprimem ou, em alguns casos, estimulam as bactérias simbiontes fixadoras de nitrogênio. Por fim, os polifenóis podem restringir a atividade e a abundância de detritívoros do solo. No geral, pode-se afirmar que os polifenóis tendem a reduzir as taxas de decomposição (à medida que eles diminuem as taxas de herbivoria), com conseqüências importantes para os fluxos de nutrientes, embora mais pesquisas sobre este tópico sejam necessárias (Hattenschwiler e Vitousek, 2000).

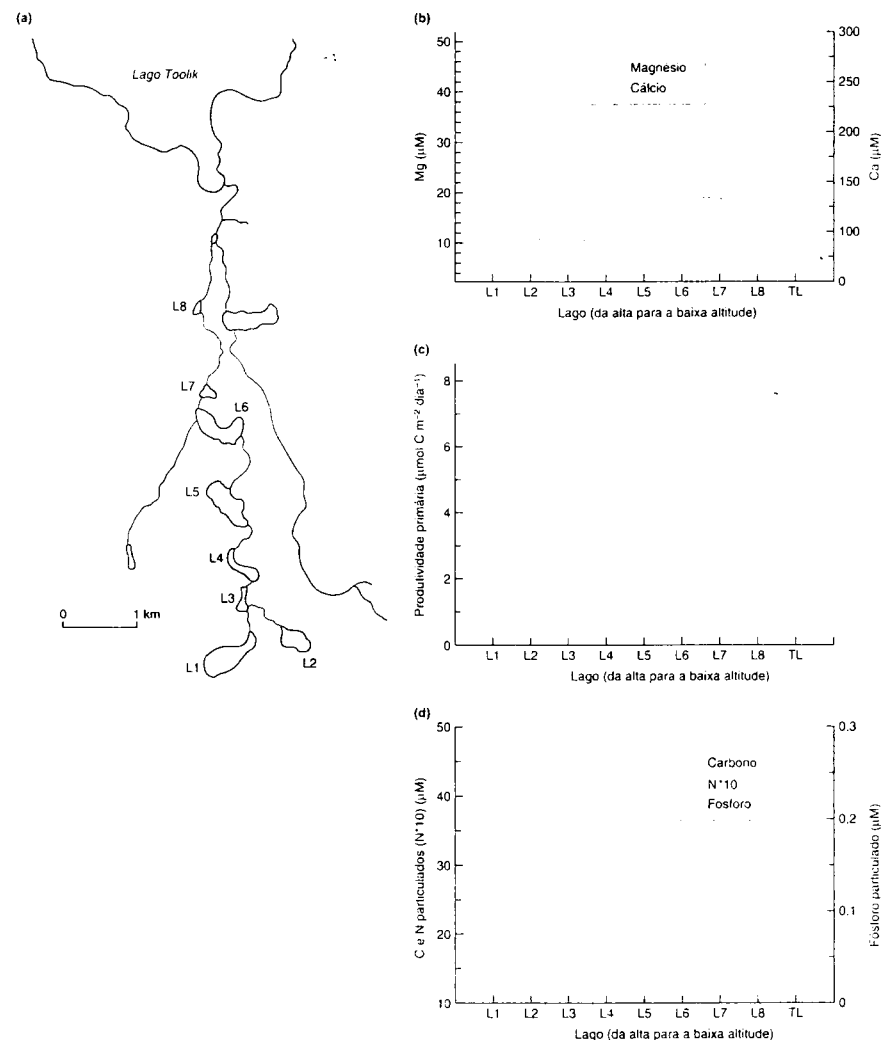



FIGURA 18.10 (a) Arranjo espacial de oito lagos pequenos (L1 a L8) interconectados por um rio que flui para o Lago Toolik (TL), no Alasca ártico. (b) Valores médios, representando todas as ocasiões de amostragem de 1991 a 1997 (± EP) para as concentrações do magnésio (Mg) e do cálcio (Ca) nos lagos estudados. (c) Padrões de produtividade primária ao longo da cadeia de lagos. (d) Valores médios do carbono (C), do nitrogênio (N) e do fósforo sob forma particulada (segundo Kling *et al.*, 2000).

cas (10 a 30%; p. ex., diatomáceas penadas, copépodes harpacticóides, vermes oligoquetos, peixes que se alimentam no fundo do corpo d'água, como *Fundulus heteroclitus*, e camarões da areia). Porém, muitos outros obtiveram quase todo o seu nitrogênio de uma rota baseada em detritos vegetais. A Figura 18.11 mostra os padrões de fluxo de nitrogênio através

dessa teia alimentar estuarina. É possível que a importância relativa dos fluxos de nutrientes através dos sistemas pastejador e decompositor varie de um estuário para outro.

A química da água estuarina (e da costa marinha) é muito influenciada pelas características da bacia através da qual os rios fluem, e as atividades humanas desempenham um papel importante na determinação da natureza da água fornecida. Em 2002, van Breeman publicou uma comparação elucidativa ao descrever as formas de nitrogênio na água junto às desembocaduras de rios na América do Norte e na América do Sul. No caso norte-americano, em que o rio flui através de uma região amplamente florestada, mas submetida a um impacto considerável de ações humanas (aporte de fertilizantes, corte de árvores, precipitação ácida, etc.), o nitrogênio foi exportado para os estuários e o mar sob forma quase exclusivamente inorgânica (apenas 2% sob forma orgânica). Por outro lado, um rio sul-americano bem-conservado, submetido a um pequeno impacto humano, exportou 70% do seu nitrogênio sob forma orgânica. Em rios australianos, igualmente, as bacias florestadas bem-conservadas exportam pouco nitrogênio ou fósforo, e a forma predominante de nitrogênio é orgânica. Entretanto, à medida que aumenta a densidade da população humana (maior escoamento de material de origem agrícola e de esgotos) e as florestas são abatidas (menor retenção de nutrientes), aumenta a exportação de nitrogênio e fósforo para as desembocaduras dos rios, e a forma predominante de nitrogênio se altera para a inorgânica (Figura 18.12).

18.3.4 Regiões das plataformas continentais dos oceanos

Os estoques de nutrientes das regiões costeiras de oceanos, como os estuários, são muito influenciados pela natureza das bacias hidrográficas que fornecem a água, através dos rios, para o mar. As concentrações de nitrogênio ou fósforo podem limitar a produtividade nessas áreas como em outros corpos d'água, mas um efeito posterior induzido pelo homem sobre a química da água do rio tem significado especial para as comunidades planctônicas nos oceanos. Atualmente, mais de 25% dos rios do mundo são submetidos a represamentos ou desvios (para geração de energia hidrelétrica, irrigação e fornecimento de água). Associadas ao represamento estão as perdas de camadas superiores do solo e de vegetação em decorrência da inundação, perdas de solo por erosão e a canalização subterrânea de água através de túneis. Esses efeitos reduzem o contato da água com o solo vegetado e, portanto, reduzem o intemperismo. A Figura 18.13 apresenta os pa-

FIGURA 18.11 Modelo conceitual de fluxo de nitrogênio através da teia alimentar do estuário superior do Rio Parker, Massachusetts, EUA. As setas tracejadas indicam rotas suspeitas. NID = nitrogênio inorgânico dissolvido (segundo Hughes *et al.*, 2000).

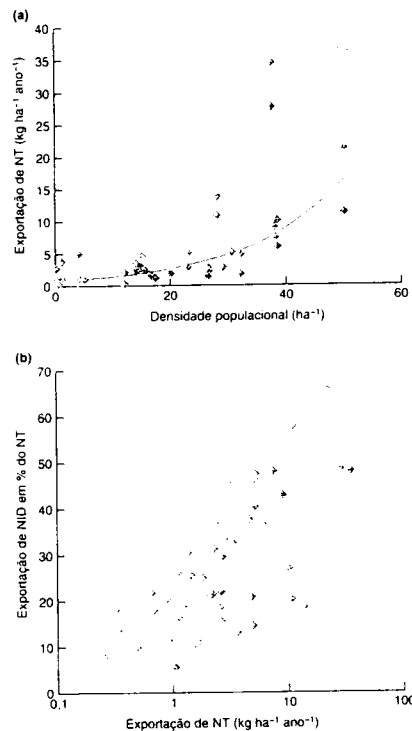



FIGURA 18.12 (a) Exportação de nitrogênio total (NT) em relação à densidade populacional em 24 bacias nas proximidades de Sydney, Austrália. (b) Os rios com taxas de NT baixas (mais conservados) contêm nitrogênio sob forma predominantemente orgânica, e a porcentagem de NT, que é inorgânico, aumenta com o NT. NID = nitrogênio inorgânico dissolvido (segundo Harris, 2001).

drões de exportação de silicato dissolvido, um componente essencial das células de diatomáceas planctônicas no mar, para um rio represado e um rio de fluxo livre na Suécia. A exportação de silicato foi drasticamente mais baixa no rio represado. Os efeitos ecológicos possíveis da redução de silicato para os fluxos de nutrientes e a produtividade no mar podem se tornar especialmente expressivos na Ásia Oriental, onde os principais rios têm sido represados em taxas aceleradas (Milliman, 1997).

Um outro mecanismo importante de enriquecimento de nutrientes em regiões costeiras é a ressurgência local, que traz altas concentrações de nutrientes das profundezas para a água superficial, onde eles abastecem a produtividade primária, com freqüência provocando florações de fitoplâncton. Três categorias de ressurgências foram descritas e estudadas ao longo da costa leste da Austrália: (i) ressurgências impulsionadas pelo vento, em resposta a brisas sazonais de orientação norte e nordeste; (ii) ressurgência acionada pela transgressão da Corrente Australiana Oriental (EAC, *East Australian Current*) sobre a plataforma continental; e (iii) ressurgência causada pela separação da EAC da costa. A Figura 18.4 traz exemplos da distribuição de concentrações de nitrato associada a cada mecanismo. As ressurgências impulsionadas pelo vento (em geral considerado o mecanismo globalmente dominante) não são persistentes ou massivas em escala. As mais altas concentrações de nitrato em geral estão associadas às ressurgências por transgressão, e as ressurgências por separação são as mais comuns ao longo da costa de New South Wales.

18.3.5 Oceanos abertos

Podemos considerar o oceano aberto como o maior de todos os "lagos" endorréicos – uma imensa bacia de água suprida pelos rios do mundo e que perde água apenas por evaporação. Seu tamanho grande, em comparação com as entradas da chuva e dos rios, leva a uma composição química extraordinariamente constante.

Na Seção 18.2.3, examinamos as transformações do carbono mediadas biologicamente em ecossistemas terrestres. A Figura 18.15 ilustra o mesmo assunto, mas para o oceano aberto. Os principais transformadores de carbono inorgânico dissolvido (essencialmente CO_2) são o fitoplâncton pequeno, que recicla CO_2 na zona eufótica, e o plâncton maior, gerador da maior parte do fluxo de carbono para o oceano profundo, sob formas particulada e orgânica dissolvida. A Figura 18.16 demonstra que, em geral, apenas uma pequena porção de carbono fixado próximo à superfície chega ao fundo oceânico. O que alcança o fundo é consumido pela biota das profundezas, parte é remineralizada em forma orgânica dissolvida por decompositores e uma proporção pequena é incorporada ao sedimento.

Da mesma forma como vimos em ecossistemas terrestres, nas profundezas oceânicas podem ser detectadas nítidas diferenças sazonais e interanuais no fluxo e na disponibilidade de nutrientes. Assim, a Figura 18.17a mostra como as concentrações da clorofila *a* variaram durante a floração de primavera em um local do Atlântico Norte, ocasionando uma sucessão de espécies fitoplanctônicas dominantes. A floração de diatomáceas grandes ocorreu em primeiro lugar, consumindo quase todo o silicato disponível (Figura 18.17b). Em seguida, uma floração de flagelados pequenos esgotou o nitrato remanescente. Em uma escala de tempo mais longa, tem sido observada no Pacífico Norte uma notável mudança na abundância relativa de nitrogênio e fósforo orgânicos. Tradicionalmente, o oceano tem sido considerado limitado pelo nitrogênio. Porém, quando a limitação

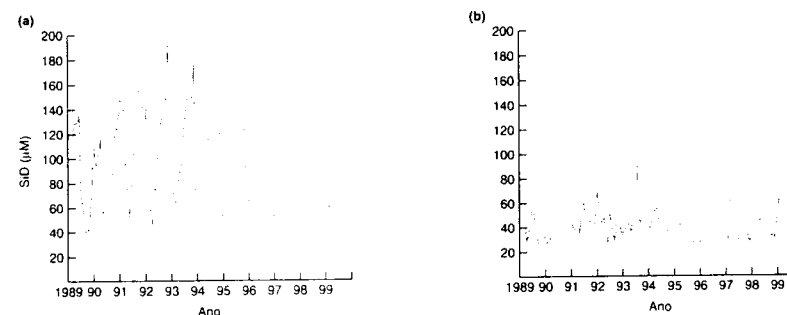



FIGURA 18.13 Concentrações de silicato dissolvido (SiD) junto às desembocaduras (a) do Rio Kalixalven, não-represado, e (b) do Rio Lulealven, represado (Humborg *et al.*, 2002).

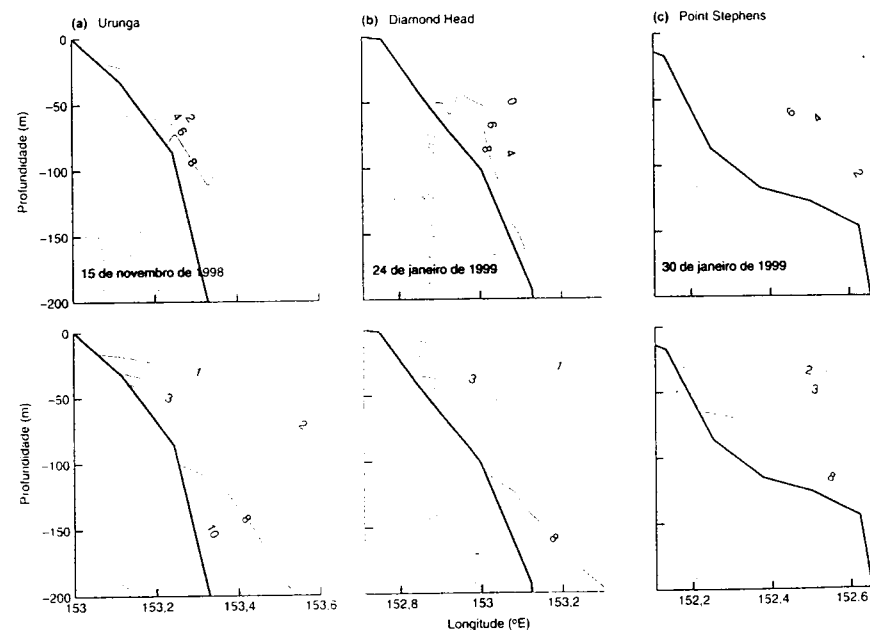



FIGURA 18.14 Contornos das concentrações de nitrato durante eventos de ressurgência ao longo da costa de New South Wales, em (a) Urunga (movida pelo vento), (b) Diamond Head (movida por transgressão) e (c) Point Stephens (movida por separação). O gráfico da parte inferior, em cada caso, indica as concentrações médias de nitrato que podem ser consideradas características desses locais, na ausência de um evento de ressurgência. A concentração máxima é de 10 µmol l^{-1}. O intervalo das linhas é de 1 ou 2 µmol l^{-1} e a linha colorida mais grossa representa 8 µmol l^{-1} (segundo Roughan e Middleton, 2002).

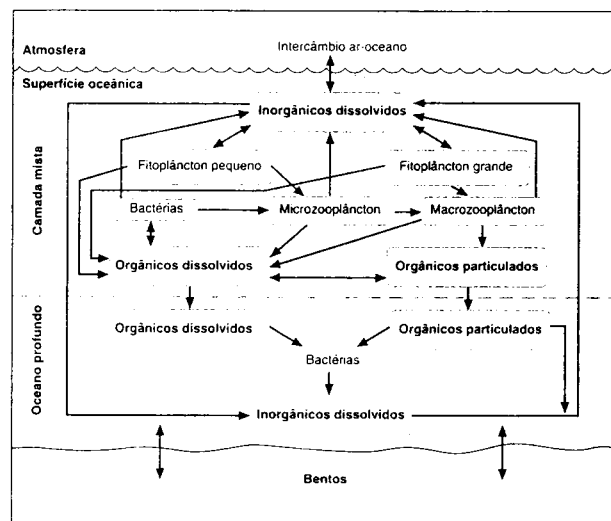



FIGURA 18.15 Transformações do carbono no oceano aberto, mediadas biologicamente (segundo Fasham *et al.*, 2001).

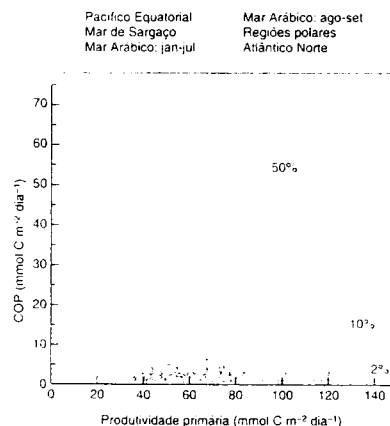



FIGURA 18.16 Relação entre a exportação de carbono orgânico particulado (COP) para as profundezas oceânicas (registro a 100 m) e a produtividade primária em alguns oceanos (segundo Buesseler, 1998).

de nitrogênio é extrema, os táxons fixadores deste elemento, como *Trichodesmium* spp., crescem em grandes áreas e põem em ação o inesgotável *pool* de N_2 dissolvido no oceano. Isso levou a uma mudança de uma década de duração na razão N:P na matéria orgânica particulada suspensa (Figura 18.17c). Sob tais circunstâncias, o fósforo, o ferro e alguns outros nutrientes finalmente limitarão a produtividade.

Cerca de 30% dos oceanos do mundo têm produtividade baixa, apesar das concentrações altas de nitrato. A hipótese, segundo a qual esse paradoxo é devido à limitação do ferro sobre a produtividade do fitoplâncton, foi testada em ambientes tão diferentes como o Pacífico equatorial oriental e o Oceano Meridional polar aberto (Boyd, 2002). Em determinados locais de cada um destes oceanos, grandes administrações de ferro dissolvido provocaram drásticos aumentos na produtividade primária e diminuições de nitrato e silicato, à medida que estes foram absorvidos durante a produção algal (na Figura 18.18, os resultados são expressos como remoção de nitrato). Em ambos os casos, a produtividade bacteriana triplicou em poucos dias, e as taxas de herbivoria por micropastejadores (flagelados e ciliados) também aumentaram, mas menos na situação polar (provavelmente devido à dominância de uma diatomácea altamente silicificada resistente ao pastejo). A comunidade de metazoários, dominada por copépodes, mostrou uma mudança relativamente pequena nas duas situações.

O intrigante é que, em locais como o Pacífico equatorial oriental ou o Oceano Meridional polar, as florações em produtividade possam às vezes ser causadas por partículas ricas em ferro derivadas do continente e transportadas pelo vento por longas distâncias. Isso explicaria, mas em uma escala muito diferente, a alta produtividade associada às entradas de água de rios derivada do continente e rica em nutrientes.

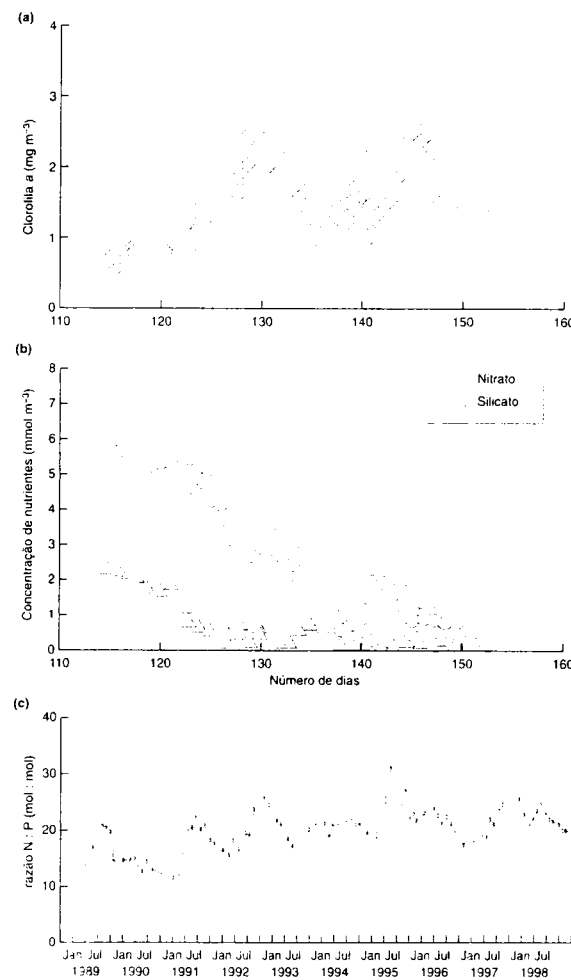



FIGURA 18.17 Padrões em (a) clorofila *a* e (b) concentrações de silicato e nitrato, durante uma floração de primavera no Atlântico Norte. O número de dias foi contado a partir de 1º de janeiro (segundo Fasham *et al.*, 2001). (c) Mudança na razão N : P em matéria particulada suspensa, medida no Pacífico Norte (segundo Karl, 1999).

18.4 Ciclos biogeoquímicos globais

Os nutrientes são transportados por grandes distâncias pelos ventos na atmosfera e pelo movimento das águas de cursos d'água e de correntes oceânicas. Nesses movimentos não há limites, nem naturais nem políticos. Portanto, é apropriado concluir este capítulo adotando uma escala espacial ainda maior para examinar os ciclos biogeoquímicos globais.

18.4.1 Ciclo hidrológico

O ciclo hidrológico é simples de compreender (embora seus elementos nem sempre sejam fáceis de medir) (Figura 18.19). Os oceanos constituem a principal fonte de água; a energia radiante provoca a evaporação da água para a atmosfera, os ventos a distribuem por toda a superfície do globo e a precipitação a devolve para a Terra (com um movimento líquido de água atmosférica

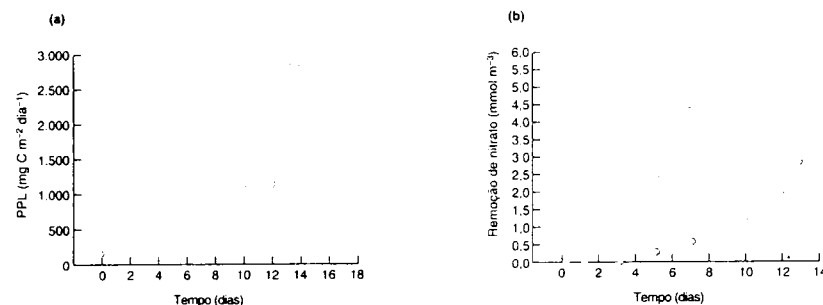



FIGURA 18.18 (a) Taxas de produção primária líquida (PPL) integrada à profundidade, após a adição de ferro em locais do Oceano Pacífico equatorial oriental ( ) e do Oceano Meridional polar ( ). (b) Remoção de nitrato durante o período de execução dos dois experimentos. Observe que o silicato seguiu padrões similares (segundo Boyd, 2002).

dos oceanos para os continentes), onde ela pode ser armazenada temporariamente nos solos, lagos e banquisas (*icefields*). A água perdida do continente, por evaporação e transpiração ou como fluxo líquido pelos canais dos cursos d'água ou pelos aqüíferos subterrâneos, retorna finalmente para os oceanos. Os principais compartimentos de água correspondem aos oceanos (97,3% do total da biosfera; Berner e Berner, 1987), ao gelo das calotas polares e glaciais (2,06%), à água subterrânea de profundidade (0,67%) e aos rios e lagos (0,01%). A proporção em trânsito em qualquer momento é muito pequena – a água que drena através do solo, que flui ao longo dos rios, bem como a que está presente como nuvens e vapor na atmosfera representa apenas cerca de 0,08% do total. No entanto, essa pequena porcentagem desempenha um papel decisivo, tanto por suprir os requisitos para a sobrevivência dos organismos vivos e para a produtividade da comunidade como pelo transporte pela água de muitos nutrientes químicos.

O ciclo biológico prosseguiria com ou sem a presença da biota. Entretanto, a vegetação terrícola pode modificar significativamente os fluxos que nele ocorrem. As plantas vivem entre dois fluxos opostos de água em movimento (McCune e Boyce, 1992). Em um deles, a água é transportada dentro da planta (indo do solo para as raízes), chega até o caule e sai pelas folhas pela transpiração*. No outro, ela é depositada sobre o dossel como precipitação; a partir dele, ela pode evaporar ou gotejar pelas folhas ou descer pelos caules até o solo. Na ausência de vegetação, parte da água incidente evaporaria na superfície do solo, mas o restante entraria no fluxo da corrente (via escoamento superficial e descarga na água subterrânea). A vegetação pode interceptar a água em dois pontos do seu trajeto, impedindo que parte dela alcance o riacho e causando seu retorno à atmosfera: (i) ao captar parte da folhagem, onde pode evaporar; e (ii) ao impedir que parte seja

* N. de T. A perda de água sob forma de vapor (transpiração) pode ocorrer através da epiderme de outros órgãos, além das folhas.

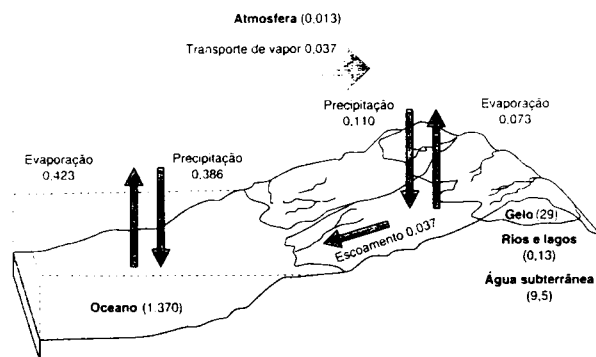



FIGURA 18.19 Ciclo hidrológico, mostrando os fluxos e tamanhos dos compartimentos (× 10^6 km³). Os valores entre parêntese representam o tamanho dos diferentes compartimentos (segundo Berner e Berner, 1987).

drenada a partir da água do solo mediante sua incorporação à corrente de transpiração.

Vimos, em uma escala pequena, como a derrubada de uma floresta de uma bacia de Hubbard Brook pode aumentar as saídas de água para os riachos, juntamente com sua carga de matéria dissolvida e particulada. Não é surpreendente que o desflorestamento em grande escala, em geral para ampliar a fronteira agrícola, possa levar à perda das camadas superficiais do solo, ao empobrecimento em nutrientes e ao aumento da intensidade das inundações.

Uma outra perturbação importante ao ciclo hidrológico será a mudança climática global resultante de atividades humanas (ver Seção 18.4.6). Pode-se esperar que o aumento previsto da temperatura, com suas mudanças concomitantes nos padrões dos ventos e da meteorologia, afete o ciclo hidrológico, ao causar um certo degelo das calotas polares e geleiras, mudar os padrões de precipitação e ter influência na evaporação, na transpiração e no escoamento.

18.4.2 Um modelo geral para o fluxo global de nutrientes

A Figura 18.20 mostra as principais reservas de nutrientes abióticos do mundo. As biotas dos hábitats terrestres e aquáticos obtêm alguns de seus nutrientes predominantemente por meio do intemperismo das rochas. Esse é o caso, por exemplo, do fósforo. Por outro lado, o carbono e o nitrogênio derivam principalmente da atmosfera – o primeiro do CO_2 e o segundo do nitrogênio gasoso, fixado por microrganismos no solo e na água. O enxofre é proveniente tanto da atmosfera quanto da litosfera. Nas seções seguintes, consideraremos sucessivamente o fósforo, o nitrogênio, o enxofre e o carbono, e examinaremos como as atividades humanas alteram os ciclos biogeoquímicos globais desses elementos de importância biológica.

18.4.3 Ciclo do fósforo

Os principais estoques de fósforo ocorrem na água do solo, em rios, lagos e oceanos, bem como em rochas e sedimentos oceânicos. O ciclo do fósforo pode ser descrito como "aberto", devido à tendência geral do fósforo mineral de ser transportado, inexoravelmente, do continente (em especial nos rios) para os oceanos – e também, em extensões menores, para a água subterrânea – ou de ser carreado por atividade vulcânica e precipitação radioativa atmosférica ou por meio da abrasão do continente costeiro. De maneira alternativa, ele pode ser chamado de "ciclo sedimentar", porque finalmente o fósforo se torna incorporado aos sedimentos oceânicos (Figura 18.21a). Podemos desvendar uma história intrigante que começa em uma bacia hidrográfica terrestre. Um átomo de fósforo típico, liberado da rocha por intemperismo químico, pode entrar em uma comunidade terrestre e nela ser ciclado durante anos, décadas ou séculos, antes de ser transportado via água subterrânea para um curso d'água, onde toma parte da espiral de nutrientes descritas na Seção 18.3.1. Algum tempo após o seu ingresso no curso d'água (semanas, meses

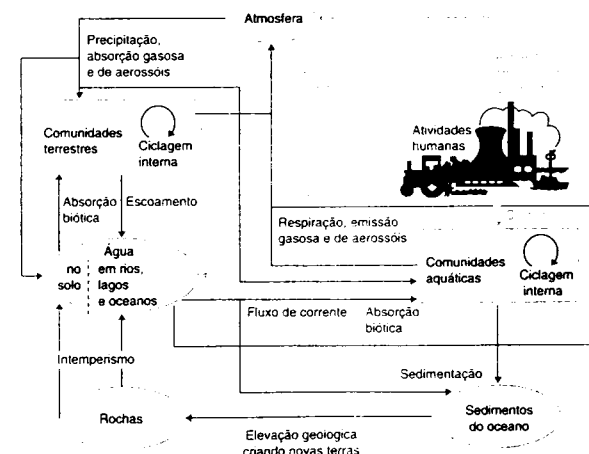



FIGURA 18.20 Principais rotas globais de nutrientes entre as "reservas" abióticas da atmosfera, da água (hidrosfera), da rocha e de sedimentos (litosfera) e as "reservas" bióticas constituídas pelas comunidades terrestres e aquáticas. As atividades humanas (em laranja) afetam, direta e indiretamente, os fluxos de nutrientes das comunidades terrícolas e aquáticas por meio de seus efeitos sobre os ciclos biogeoquímicos globais, bem como pela liberação adicional de nutrientes para a atmosfera e para a água.

ou anos), o átomo é transportado para o oceano. Então, ele faz, em média, cerca de 100 percursos entre a superfície e as águas profundas, cada um durando talvez mil anos. Durante cada percurso, ele é absorvido pelos organismos que vivem na superfície do oceano, antes de finalmente estabelecer-se outra vez nas profundezas. Em média, na sua centésima descida (após 10 milhões de anos no oceano), ele não consegue ser liberado como fósforo solúvel e entra no sedimento do fundo sob forma particulada. Talvez 100 milhões de anos depois, o fundo oceânico se eleve por atividade geológica, para tornar-se terra firme. Assim, transportado por um rio, nosso átomo de fósforo finalmente encontrará seu caminho de volta para o mar, e para a sua existência como ciclo (absorção biótica e decomposição) dentro de um ciclo (mistura oceânica) e dentro de um ciclo (soerguimento continental e erosão).

As atividades humanas afetam o ciclo do fósforo de diversas maneiras. A cada ano, a pesca marinha transfere cerca de 50 Tg (1 teragrama = 10^{12} g) de fósforo do oceano para o continente. Se considerarmos que o conteúdo total de fósforo no oceano é de aproximadamente 120 Pg (1 petagrama = 10^{15} g), este fluxo inverso tem conseqüências insignificantes para o compartimento

FIGURA 18.21 Principais rotas do fluxo de nutrientes (preto) e as perturbações causadas por atividades humanas (laranja), para quatro nutrientes importantes: (a) fósforo, (b) nitrogênio, (c) enxofre (DMS, dimetilssulfeto) e (d) carbono. Os compartimentos e fluxos insignificantes estão representados por linhas tracejadas. (Baseado no modelo ilustrado na Figura 18.10, onde podem ser encontrados detalhes adicionais.)

oceano. Entretanto, o fósforo procedente da captura de peixes seguirá finalmente seu caminho de volta ao mar através dos rios, e, portanto, a pesca contribui de maneira indireta para o aumento das concentrações nas águas continentais. Mais de 13 Tg de fósforo são dispersados anualmente nas terras agrícolas como fertilizantes (alguns deles derivados da capturas de peixes marinhos) e 2 ou 3 Tg adicionais como aditivos nos detergentes domésticos. A maior parte dos primeiros chega ao sistema aquático pelo escoamento agrícola, e os últimos chegam através dos esgotos domésticos. Além disso, o desflorestamento e muitas formas de cultivo da terra aumentam a erosão nas bacias hidrográficas e contribuem artificialmente para o aumento das quantidades de fósforo nas águas de escoamento. Em seu conjunto, as atividades humanas têm provocado valores de conteúdo de fósforo nos oceanos quase duas vezes superiores à sua ocorrência natural (Savenko, 2001).

Nessa escala, é provável que um aumento da entrada de fósforo nos oceanos aumente a produtividade em certa extensão, mas, à medida que a água mais concentrada flui através de rios, estuários e especialmente lagos, sua influência pode ser particularmente profunda. Isso acontece porque o fósforo com freqüência é o nutriente cujo suprimento limita o crescimento das plantas aquáticas. Em muitos lagos de todo o mundo, a entrada de grandes quantidades de fósforo, proveniente do escoamento agrícola e de esgotos, bem como de nitrogênio (principalmente do escoamento de terras agrícolas), produz as condições ideais para uma alta produtividade do fitoplâncton. Em tais casos de eutrofização cultural (enriquecimento), aumenta a turbidez da água dos lagos devido às densas populações de fitoplâncton (com freqüência de espécies verde-azuladas), e as plantas aquáticas de maior porte têm desvantagem na competição e desaparecem junto com suas populações de invertebrados associadas. Além disso, a decomposição da grande quantidade de biomassa de células do fitoplâncton pode provocar baixas concentrações de oxigênio, causando a morte de peixes e de invertebrados. O resultado é uma comunidade produtiva, mas com uma diversidade baixa e com um atrativo estético baixo. A solução é reduzir a entrada de nutrientes, por exemplo, alterando as práticas agrícolas e desviando os esgotos ou "separando" quimicamente o fósforo das águas do esgoto tratado antes do despejo. Em lagos profundos, como o Lago Washington, na América do Norte, onde a carga de fosfatos foi reduzida, a inversão das tendências descritas pode ocorrer em poucos anos (Edmonson, 1970). Em lagos rasos, no entanto, o fósforo armazenado no sedimento pode continuar sendo liberado e talvez seja necessário remover fisicamente parte desse sedimento (Moss *et al.*, 1988).

Os efeitos do escoamento de substâncias provenientes da agricultura e do despejo de esgotos são localizados, na medida em que são afetadas apenas aquelas águas que drenam a bacia hidrográfica. Todavia, o problema é de grande importância e de repercussão mundial.

18.4.4 Ciclo do nitrogênio

A fase atmosférica predomina no ciclo global do nitrogênio, em que a fixação desse nutriente e a desnitrificação por organismos microbianos são as mais importantes (Figura 18.21b). O nitrogênio atmosférico também é fixado por descargas elétricas durante as tempestades e chega ao solo como ácido nítrico dissolvido na água da chuva, mas somente 3 a 4% do nitrogênio fixado são provenientes desta rota. As formas orgânicas de nitrogênio são também comuns na atmosfera, algumas das quais resultantes da reação de hidrocarbonetos e óxidos de nitrogênio em massas de ar poluídas. Além disso, aminas e uréia de ecossistemas terrestres e aquáticos são naturalmente injetadas como aerossóis e gases; uma terceira fonte consiste em bactérias e grãos de pólen (Neff *et al.*, 2002). Enquanto a fase atmosférica produz a entrada de nitrogênio incomparavelmente mais importante, há também evidências de que o nitrogênio de certas fontes geológicas pode abastecer a produtividade local em comunidades terrestres e de água doce (Holloway *et al.*, 1998; Thompson *et al.*, 2001). O fluxo de nitrogênio no escoamento de comunidades terrestres para as aquáticas é relativamente pequeno, mas não insignificante para os sistemas aquáticos envolvidos. Isso acontece porque o nitrogênio é um dos dois elementos (junto com o fósforo) que mais freqüentemente limitam o crescimento vegetal. Finalmente, ocorre uma pequena perda anual de nitrogênio para os sedimentos oceânicos.

Em um modelo para a parte terrestre da biosfera, a fixação do nitrogênio é responsável pela entrada de 211 Tg N ano^{-1}. Essa é a fonte anual predominante de nitrogênio e pode ser comparada com a quantidade total de 296 Pg ano^{-1} armazenada na vegetação terrestre e no solo (da qual, 280 Pg ano^{-1} estão no solo, sendo que 90% sob forma orgânica) (Lin *et al.*, 2000).

As atividades humanas têm diversos efeitos de longo alcance sobre o ciclo do nitrogênio. O desflorestamento e a remoção da vegetação em geral provocam aumentos substanciais no fluxo do nitrato na água corrente e perdas de N_2O para a atmosfera (ver Seção 18.2.2). Além disso, os processos tecnológicos formam nitrogênio fixado como um subproduto da combustão interna e na produção de fertilizantes. A prática agrícola de cultivo de leguminosas, com seus nódulos de raízes contendo bactérias fixadoras de nitrogênio, contribui adicionalmente para a fixação deste nutriente. De fato, a quantidade de nitrogênio fixado, produzida por essas atividades humanas, é da mesma ordem de grandeza daquela produzida pela fixação natural deste nutriente. A produção de fertilizantes nitrogenados (mais do que 50 Tg ano^{-1}) tem uma significação especial, pois uma proporção apreciável do fertilizante aplicado ao solo se dirige para os cursos d'água e lagos. As concentrações de nitrogênio elevadas artificialmente contribuem para o processo de eutrofização cultural dos lagos.

As atividades humanas também afetam a fase atmosférica do ciclo do nitrogênio. A fertilização dos solos agrícolas, por exemplo, provoca aumentos do escoamento e da desnitrificação, bem como o manuseio e a dispersão de estrume em áreas de pecuária intensiva liberam quantidades substanciais de amônia para a atmosfera. A amônia atmosférica (NH_3) é cada vez mais reconhecida como um poluente importante, quando depositada em zonas afetadas pelos ventos procedentes de áreas de criação de gado (Sutton *et al.*, 1993). Uma vez que muitas comunidades vegetais estão adaptadas a condições nutricionais baixas, pode ser esperado que um aumento na entrada de nitrogênio cause mudanças nas suas composições. Os urzais (*heathland*) das terras baixas são particularmente sensíveis ao enriquecimento por nitrogênio (este caso é o homólogo terrestre à eutrofização de lagos); por exemplo, mais de 35% dos antigos urzais holandeses têm sido substituídos por campos (Bobbink *et al.*, 1992). Outras comunidades sensíveis incluem os campos calcários e floras herbáceas e de briófitos de zonas altas, cujas riquezas em espécies têm diminuído (Sutton *et al.*, 1993). A vegetação de algumas outras comunidades terrestres pode ser menos sensível, pois ela alcança um estágio em que está normalmente limitada pelo nitrogênio. É possível, por exemplo, que o aumento do depósito de nitrogênio em florestas limitadas por este nutriente resulte inicialmente em um incremento do seu crescimento, mas em um determinado ponto o sistema torna-se "saturado de nitrogênio" (Aber, 1992). Acredita-se que aumentos posteriores do depósito de nitrogênio "se percam" por drenagem, com conseqüente elevação das concentrações deste nutriente no escoamento de correntes, contribuindo para a eutrofização de lagos a jusante.

Existem claras evidências dos aumentos de emissões de NH_3 durante as últimas décadas, e as estimativas atuais indicam que estas são responsáveis por 60 a 80% das entradas de nitrogênio antropogênico em ecossistemas europeus, ao menos em áreas próximas a criações de gado (Sutton *et al.*, 1993). O restante, 20 a 40%, provém de óxidos de nitrogênio (NO_x), resultantes da combustão de petróleo e carvão em usinas elétricas, além dos processos industriais e das emissões do tráfego de veículos. Em poucos dias, o NO_x atmosférico é convertido a ácido nítrico, que contribui, juntamente com NH_3, para a acidificação da precipitação dentro de regiões industriais e em áreas afetadas pelos ventos procedentes daquelas regiões. O ácido sulfúrico é o outro responsável; suas conseqüências em forma de chuva ácida serão examinadas na próxima seção, após tratarmos do ciclo global do enxofre.

18.4.5 Ciclo do enxofre

No ciclo global do fósforo, vimos que a fase litosférica é predominante (Figura 18.21a), e o ciclo do nitrogênio tem uma fase atmosférica de enorme importância (Figura 21.b). Já o enxofre possui fases atmosférica e litosférica de magnitudes similares (Figura 18.21c).

Três processos biogeoquímicos naturais liberam enxofre para a atmosfera: (i) a formação do composto volátil dimetilsulfeto (DMS) (por decomposição enzimática de um composto abundante no fitoplâncton – dimetilsulfonioproprianato); (ii) a respiração aeróbica por bactérias redutoras de sulfato; e (iii) a atividade vulcânica. O total de enxofre liberado para a atmosfera por atividades biológicas é estimado em 22 Tg S ano^{-1}, mais de 90% do qual sob a forma de DMS. A maior parte do restante é produzida por sulfobactérias, que liberam compostos reduzidos de enxofre, especialmente H_2S, de comunidades inundadas de pântanos e marismas, bem como de comunidades marinhas associadas a planícies de marés. A produção vulcânica fornece adicionalmente 7 Tg S ano^{-1} para a atmosfera (Simo, 2001). Um fluxo inverso a partir da atmosfera envolve a oxidação de compostos de enxofre até sulfatos, que retornam à Terra como deposições úmida e seca.

O intemperismo de rochas fornece aproximadamente a metade do enxofre que drena da terra para os rios e lagos, e o restante provém de fontes atmosféricas. No seu caminho para o oceano, uma parte do enxofre disponível (principalmente sulfato dissolvido) é absorvida pelas plantas, passa por cadeias alimentares e, mediante os processos de decomposição, torna-se novamente disponível para as plantas. No entanto, em comparação com o fósforo e o nitrogênio, uma fração muito menor do fluxo do enxofre é envolvida na reciclagem nas comunidades terrícolas e aquáticas. Finalmente, existe uma perda contínua de enxofre para os sedimentos oceânicos, principalmente por meio de processos abióticos, como a conversão de H_2S, por reação com o ferro, até sulfeto ferroso (que confere a cor preta aos sedimentos marinhos).

A queima de combustíveis fósseis é a principal perturbação humana ao ciclo global do enxofre (o carvão contém 1 a 5% de enxofre, e o petróleo, 2 a 3%). O SO_2 liberado para a atmosfera é oxidado e convertido em ácido sulfúrico dentro das gotas dos aerossóis, a maioria com um tamanho inferior a 1 μm. As emissões humanas e naturais de enxofre para a atmosfera são de magnitude similar e juntas representam 7 Tg S ano^{-1} (Simo, 2001). Enquanto as entradas naturais são distribuídas uniformemente em todo o globo, as entradas de origem humana se concentram em zonas industriais no norte da Europa e no leste da América do Norte e ao redor delas, onde podem contribuir com 90% do total (Fry e Cooke, 1984). As concentrações declinam progressivamente à medida que nos afastamos dos locais de produção, mas elas podem ser ainda altas em distâncias de várias centenas de quilômetros. Portanto, uma nação pode exportar seu SO_2 para outros países, sendo necessários acordos políticos internacionais para mitigar os problemas que surgem.

Na atmosfera, a água em equilíbrio com o CO_2 forma ácido carbônico diluído com um pH de cerca de 5,6. No entanto, o pH da precipitação ácida (chuva ou neve) pode ter valores médios bem abaixo de 5, tendo sido registrados valores de 2,4 na Grã Bretanha, 2,8 na Escandinávia e 2,1, nos EUA. Freqüentemente, a emissão de SO_2 contribui mais para o problema da chuva ácida, embora conjuntamente NO_x e NH_3 sejam responsáveis por 30 a 50% do problema (Mooney *et al.*, 1987; Sutton *et al.*, 1993).

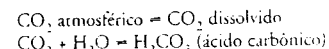
Vimos como um pH baixo pode afetar drasticamente as biotas de cursos d'água e lagos (ver Capítulo 2). A chuva ácida tem sido responsável pela extinção de peixes em milhares de lagos, em especial na Escandinávia. Além disso, um pH baixo pode ter conseqüências de longo alcance para florestas e outras comunidades terrestres. Ele pode afetar diretamente as plantas, por decompor os lipídeos das folhas e por danificar as membranas, ou indiretamente, por aumentar a lixiviação de alguns nutrientes do solo e por tornar outros nutrientes indisponíveis para absorção pelas plantas. É importante observar que algumas das perturbações aos ciclos biogeoquímicos surgem por meio de efeitos indiretos sobre outros componentes biogeoquímicos. Por exemplo, as alterações do fluxo de enxofre por si só nem sempre são danosas às comunidades terrestres e aquáticas, mas o efeito da capacidade do sulfato de mobilizar metais como o alumínio, ao qual muitos organismos são sensíveis, pode indiretamente levar a mudanças na composição da comunidade. (Em outro contexto, o sulfato nos lagos pode reduzir a capacidade do ferro de se ligar ao fósforo, liberando este nutriente e aumentando a produtividade do fitoplâncton – Caraco, 1993.)

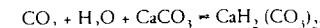
Se os governos mostrarem sua vontade política de reduzir as emissões de SO_2 e NO_x (p. ex., utilizando tecnologias já disponíveis para remover o enxofre do carvão e do petróleo), o problema da chuva ácida pode ser controlável. Na verdade, em algumas partes do mundo já ocorreram reduções das emissões de enxofre.

18.4.6 Ciclo do carbono

A fotossíntese e a respiração são os dois processos opostos que governam o ciclo global do carbono. Esse é um ciclo predominantemente gasoso, com o CO_2 como o veículo principal de fluxo entre a atmosfera, a hidrosfera e a biota. Historicamente, a litosfera tem desempenhado um papel apenas minoritário; os combustíveis fósseis se mantiveram como reservas dormentes de carbono até a intervenção humana nos séculos recentes (Figura 18.21d).

As plantas terrícolas utilizam o CO_2 como fonte de carbono para a fotossíntese, ao passo que as plantas aquáticas usam os carbonatos dissolvidos (isto é, o carbono da hidrosfera). Os dois subciclos estão conectados por trocas de CO_2 entre a atmosfera e os oceanos, conforme segue:

$$CO_2 \text{ atmosférico} \rightleftharpoons CO_2 \text{ dissolvido}$$
$$CO_2 + H_2O \rightleftharpoons H_2CO_3 \text{ (ácido carbônico)}$$

Além disso, o carbono encontra seu caminho para as águas continentais e os oceanos como bicarbonato resultante do intemperismo (carbonatação) de rochas ricas em cálcio, como o calcário e a greda:

$$CO_2 + H_2O + CaCO_3 \rightleftharpoons CaH_2(CO_3)_2.$$

As plantas, os animais e os microrganismos, ao respirarem, liberam o carbono retido nos produtos fotossintéticos de volta aos compartimentos de carbono da atmosfera e da hidrosfera.

A concentração de CO_2 na atmosfera tem aumentado de aproximadamente 280 partes por milhão (ppm), em 1750, para mais de 370 ppm atualmente e continua se elevando. A Figura 18.22 mostra o padrão de aumento registrado desde 1958, no observatório de Mauna Loa, no Havaí. (Observe os decréscimos cíclicos do CO_2 associados às taxas mais altas de fotossíntese durante o verão no hemisfério norte – refletindo o fato de que a maior parte da massa continental do mundo se situa ao norte do equador.)

Nas Seções 2.9.1 e 2.9.2, discutimos esse aumento do CO_2 atmosférico e a amplificação associada no efeito estufa. Porém, dotados de uma apreciação mais completa dos estoques de carbono, podemos agora retomar esse assunto. A causa principal do aumento tem sido a queima de combustíveis fósseis e, em uma escala muito menor, a utilização do calcário para produzir cimento (esta atividade produz menos de 2% do que é produzido pela queima de combustíveis fósseis). Juntas, durante o período de 1980 a 1995, essas atividades foram responsáveis por um aumento médio líquido na atmosfera de 5,7 (± 0,5) Pg C ano^{-1} (Houghton, 2000).

A mudança no uso da terra, a cada ano, tem causado a entrada na atmosfera de um valor adicional de 1,9 (± 0,2) Pg de carbono. A exploração de florestas tropicais causa uma liberação expressiva de CO_2, mas o efeito exato depende da forma de utilização: se elas são removidas para agricultura permanente, para agricultura cíclica ou para a retirada de madeira. A queima que segue a maioria das derrubadas de florestas rapidamente converte parte da vegetação em CO_2, e a decomposição do restante da vegetação libera CO_2 por um período mais longo. Se as florestas são retiradas para permitir a agricultura permanente, o conteúdo de carbono do solo é reduzido pela decomposição da matéria orgânica, pela erosão e, às vezes, pela remoção mecânica das camadas superiores do solo. O desmatamento para instalar a agricultura cíclica tem efeitos similares, mas a regeneração da vegetação herbácea e da floresta secundária durante o período de pousio seqüestra uma parte do carbono perdido originalmente. A agricultura cíclica e a exploração de madeira envolvem uma remoção "temporária", em que a liberação líquida de CO_2 por unidade de área é significativamente inferior à

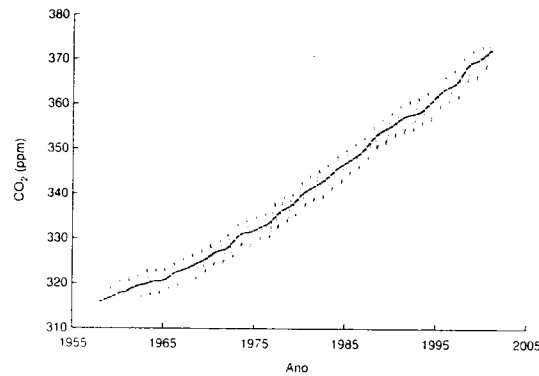
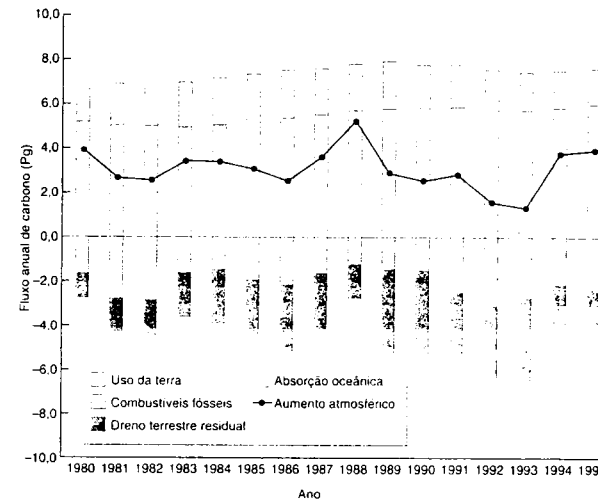



FIGURA 18.22 Concentração de dióxido de carbono (CO_2) atmosférico no observatório de Mauna Loa, Havaí, mostrando o ciclo sazonal (resultante de mudanças na taxa fotossintética) e o aumento a longo prazo devido em grande parte à queima de combustíveis fósseis (cortesia do Laboratório de Monitoramento e Diagnóstico Climático da Administração Oceânica e Atmosférica Nacional).

verificada na remoção "permanente" para agricultura ou pastagem. As mudanças no uso da terra em comunidades terrestres não-tropicais parecem ter um efeito insignificante sobre a liberação líquida de CO_2 para a atmosfera.

A quantidade total de carbono liberada anualmente para a atmosfera pelas atividades humanas (7,6 Pg C ano^{-1}; ver Seção 2.9.1) pode ser comparada à liberação natural de 100 a 120 Pg C ano^{-1} pela respiração da biota do mundo (Houghton, 2000). Para onde vai o CO_2 adicional? O aumento observado no CO_2 atmosférico é estimado em 3,2 (± 1,0) Pg C ano^{-1} (isto é, 42% das entradas de origem humana). Grande parte do restante, 2,1 (± 0,6) Pg C ano^{-1}, se dissolve nos oceanos. Isso libera 2,3 Pg C ano^{-1}, geralmente destinados a um dreno terrestre residual, cuja magnitude, localização e causas são incertas, mas acredita-se que implique no aumento da produtividade terrícola em regiões de latitudes medianas do hemisfério norte (isto é, parte do aumento em CO_2 pode servir para "fertilizar" comunidades terrestres, sendo assimilado como biomassa adicional) e na recuperação de florestas que sofreram distúrbios (Houghton, 2000).

Existe uma variação anual considerável nas estimativas de fontes e drenos de CO_2 e do seu aumento na atmosfera (Figura 18.23). Na realidade, essa variação permitiu que o os erros-padrão fossem colocados junto aos valores médios nos parágrafos anteriores. Os declínios no aumento atmosférico de CO_2 entre 1981 e 1982 sucederam às dramáticas elevações nos preços do petróleo, e os declínios em 1992 e 1993 sucederam ao colapso econômico da antiga União Soviética. Em 1997 e 1998 (não-mostrados na Figura 18.23), uma extraordinária queimada em uma parte pequena do globo duplicou a taxa de crescimento do CO_2 na atmosfera. Grandes queimadas de florestas na Indonésia produziram uma emissão de carbono de aproximadamente 1 Pg em apenas poucas semanas. As áreas queimadas incluíram vastos depósitos de turfa, que durante o fogo perderam 25 a 85 cm da sua profundidade, e o carbono liberado resultou mais desta fonte do que da queima de madeira. As queimadas na Indonésia foram especialmente graves devido à combinação de circunstâncias – a seca causada pelo evento de El Niño de 1997 e 1998, a espessura da turfeira e as práticas de derrubada e transporte de madeira, permitindo que a vegetação e o solo secassem completamente (Schimel e Baker, 2002). A previsão acurada de mudanças futuras nas emissões de carbono é um assunto premente, mas ela será uma tarefa difícil, pois muitas variáveis – climáticas, políticas e sociológicas – afetam o seu balanço. Bem no final deste livro (ver Seção 22.5.3), retornaremos às muitas dimensões dos desafios ecológicos com os quais a humanidade se defronta.

Resumo

Os organismos vivos gastam energia para extrair substâncias químicas do seu ambiente. Eles as retêm e as utilizam por um determinado período e depois as perdem novamente. Neste capítulo, consideramos as maneiras pelas quais a biota sobre uma área de terra ou dentro de um volume de água acumula, transforma e transfere a matéria entre os diversos componentes vivos e abióticos do ecossistema. Alguns compartimentos abióticos ocorrem na *atmosfera* (carbono em dióxido de carbono, nitrogênio como nitrogênio gasoso), alguns nas rochas da *litosfera* (cálcio, potássio) e outros na *hidrosfera* – água dos solos, riachos, lagos ou oceanos (nitrogênio em nitrato dissolvido, fósforo em fosfato).

Os elementos nutrientes estão disponíveis para as plantas como moléculas inorgânicas simples ou íons e podem ser

FIGURA 18.23 Variação anual do aumento atmosférico em dióxido de carbono (círculos e linha pretos) e em carbono liberado (histogramas acima da linha média) ou acumulado (histogramas abaixo da linha média), no ciclo global do carbono, de 1980 a 1995 (segundo Houghton, 2000).

incorporados a complexos compostos orgânicos da biomassa. No final, no entanto, quando os compostos orgânicos são metabolizados em dióxido de carbono, os nutrientes minerais são liberados novamente sob forma inorgânica simples. Uma outra planta pode então absorvê-los, e, portanto, um átomo individual de um elemento nutriente pode passar repetidamente através de uma cadeia alimentar após outra. Por sua própria natureza, cada joule de energia em um composto rico em energia pode ser usado somente uma vez, e os nutrientes químicos podem ser utilizados de novo e reciclados repetidamente (embora a ciclagem de nutrientes nunca seja perfeita).

Discutimos as maneiras como os nutrientes são obtidos e perdidos nos ecossistemas assim como observamos que as entradas e saídas de um determinado nutriente podem estar em equilíbrio. Entretanto, isso nem sempre é assim, pois há casos em que o ecossistema é uma fonte líquida ou um dreno líquido para o nutriente em questão. Examinamos os componentes dos estoques de nutrientes, bem como os fatores que afetam as entradas e saídas em florestas, cursos d'água, lagos, estuários e oceanos.

Uma vez que os nutrientes são transportados por vastas distâncias pelos ventos na atmosfera e pelas águas de rios e correntes oceânicas, concluímos o capítulo examinando os ciclos biogeoquímicos globais. Os oceanos constituem a principal fonte de água no ciclo hidrológico; a energia radiante faz com que a água evapore para a atmosfera; os ventos a distribuem pela superfície do globo e a precipitação a traz de volta para a terra. O fósforo provém principalmente do intemperismo de rochas (litosfera); seu ciclo pode ser descrito como sedimentar devido à tendência geral do fósforo mineral em ser transportado do continente inexoravelmente para os oceanos, onde por fim torna-se incorporado aos sedimentos. O ciclo do enxofre tem uma fase atmosférica e uma fase litosférica de magnitudes similares. Já nos ciclos do carbono e do nitrogênio, a fase atmosférica é predominante. A fotossíntese e a respiração são os dois processos opostos que governam o ciclo global do carbono, e no ciclo do nitrogênio a sua fixação e a sua desnitrificação por organismos microbianos são de especial importância. As atividades humanas contribuem com aportes expressivos de nutrientes aos ecossistemas e rompem ciclos biogeoquímicos locais e globais.

Capítulo 19
A Influência de Interações Populacionais na Estrutura de Comunidades

19.1 Introdução

Uma única espécie pode influenciar, de diversas formas, a composição de toda a comunidade. Cada espécie provê recursos para seus predadores e parasitos. Algumas espécies (p. ex., árvores), entretanto, fornecem uma ampla gama de recursos que são utilizados por um grande número de espécies consumidoras (discutido no Capítulo 3). Por exemplo, os carvalhos podem ter grande influência na determinação da composição e da diversidade da comunidade da qual fazem parte, pois fornecem bolotas (frutos), folhas, gravetos e raízes para seus herbívoros especialistas, bem como uma similar ampla gama de matéria orgânica morta que é explorada por detritívoros e decompositores (ver Capítulo 11). As espécies podem também ajudar a determinar a composição e a diversidade de comunidades por meio de sua influência sobre as condições (ver Capítulo 2). Assim, plantas de grande porte podem criar micro-hábitats que abrangem as necessidades de nicho de muitas plantas de menor porte e animais, e grandes animais fornecem variadas condições sobre e dentro dos seus corpos, que podem ser explorados por diversos parasitos (ver Capítulo 12). Durante o processo de sucessão, vimos também que algumas espécies colonizadoras mudam as condições do ambiente e acabam por favorecer a entrada de espécies tardias (ver Capítulo 16). Então, não vamos nos aprofundar mais nesses processos.

Este capítulo examina as formas pelas quais competição, predação e parasitismo moldam comunidades. As idéias que apresentamos refletem um debate que tem sido central para a ecologia durante as últimas quatro décadas. Como explicaremos a seguir, existem razões teóricas convincentes para se esperar que a competição interespecífica seja importante na moldagem de comunidades mediante a determinação de quais – e quantas – espécies podem coexistir. De fato, a competição foi interpretada como sendo de suprema importância na visão prevalente entre ecólogos na década de 1970 (MacArthur, 1972; Cody, 1975). Posteriormente, a sabedoria convencional mudou de sua visão monolítica para outra que dava maior importância a fatores estocásticos e de não-equilíbrio, como perturbações físicas e inconstância em condições (ver Capítulo 16), e para o importante papel de predação e parasitismo (p. ex., Diamond e Case, 1986; Gee e Giller, 1987; Hudson e Greenman, 1998). Consideraremos o papel da competição interespecífica em termos teórico e prático, antes de avançarmos para outras interações populacionais que, para algumas comunidades e para alguns organismos, fazem a competição ser muito menos influente.

19.2 Influência da competição na estrutura de comunidades

A visão de que a competição interespecífica atuava de forma central na moldagem de comunidades foi inicialmente promovida pelo princípio de exclusão competitiva (ver Capítulo 8), o qual prevê que se duas ou mais espécies competem por recurso limitado, todas, exceto uma, serão extintas. Algumas variantes mais sofisticadas desse princípio, como o conceito de similaridade limitante, similaridade ótima e empacotamento de nicho (*niche packing*) (ver Capítulo 8), têm sugerido a existência de um limite à similaridade de espécies competidoras e, portanto, um limite ao número de espécies que podem ajustar-se em uma comunidade antes do nicho disponível ficar completamente saturado. Dentro desta abordagem teórica, a competição interespecífica é obviamente importante, já que exclui determinadas espécies de algumas comunidades e determina precisamente quais espécies coexistem em outras. A questão crucial, entretanto, é: qual a importância desses efeitos teóricos no mundo real?

19.2.1 Prevalência de competição contemporânea em comunidades

Não existe discussão sobre a questão de a competição *às vezes* afetar a estrutura de comunidades; ninguém duvida de sua importância em alguns

casos. De forma semelhante, ninguém argumenta que a competição é de suprema importância em todas as situações. Em comunidades onde espécies estão competindo entre si todos os dias ou mesmo de minuto em minuto, e também onde o ambiente é homogêneo, existe consenso de que a competição atua de forma decisiva na sua estruturação. Por outro lado, suponha que outros fatores impeçam as interações competitivas de chegarem ao ponto de haver exclusão competitiva, por exemplo, diminuindo densidades ou periodicamente alternando quem é o competidor mais forte. Nesse contexto, Hutchinson (1961) observou que comunidades fitoplanctônicas geralmente são muito diversas, apesar da baixa oportunidade de partilhamento de recursos (o seu "paradoxo do plâncton"), e sugeriu que flutuações breves em condições (p. ex., temperatura) ou recursos (luz ou nutrientes) podem impedir a ocorrência de exclusão competitiva e permitir alta diversidade. Floder e colaboradores (2002) testaram esta hipótese, comparando a diversidade de espécies em inóculos de comunidades fitoplanctônicas naturais em microcosmos mantidos em alta (100 μmol fótons m^{-2} s^{-1}) ou baixa (20 μmol fótons m^{-2} s^{-1}) luminosidade, com diversidades obtidas quando os níveis de luz foram periodicamente trocados de alto para baixo e então o contrário novamente a cada 1, 3, 6 ou 12 dias em um experimento de 49 dias. Conforme o previsto por Hutchinson, as diversidades foram altas sob condições flutuantes, em que foi menor a probabilidade de a competição interespecífica resultar em exclusão competitiva (Figura 19.1).

FIGURA 19.1 Diversidade média do fitoplâncton (índice de diversidade de Shannon, ± EP) ao fim de 49 dias de experimentos (a) com condições constantes de luz e (b) com condições flutuantes de intensidade de luz. PH (*permanent high*) = intensidade de luz permanentemente alta; PL (*permanent low*) = luz permanentemente baixa (segundo Floder *et al.*, 2002).

Talvez a forma mais direta de determinar a importância da competição na prática seja a análise de resultados de manipulações experimentais em campo. Nesses estudos, uma dada espécie é removida ou adicionada à comunidade em estudo, e então monitoram-se as respostas das outras espécies. Dois levantamentos importantes de experimentos de campo sobre competição interespecífica foram publicados em 1983. Schoener (1983) examinou os resultados de todos os experimentos que pôde encontrar – ao todo 164 estudos – e percebeu que números semelhantes deles envolviam plantas terrícolas, animais terrícolas e organismos marinhos, mas que estudos de organismos de água doce compunham somente metade do número de estudos feitos com outros grupos. Entre os estudos terrícolas, a maioria tratava de regiões temperadas e populações continentais, com relativamente poucos abordando insetos fitófagos (comedores de planta). Qualquer conclusão, portanto, está sujeita às limitações impostas pelos sistemas examinados pelos ecólogos. Apesar disso, Schoener constatou que cerca de 90% dos estudos haviam demonstrado a existência de competição interespecífica, especificamente 89, 91 e 94% em organismos terrícolas, de água doce e marinhos, respectivamente. Na mesma linha, quando ele examinou espécies isoladamente ou em pequenos grupos (das quais havia 390), em vez do exame de estudos totais que poderiam incluir vários grupos de espécies, 76% mostraram efeitos de competição ao menos algumas vezes, e 57% mostraram efeitos em todas as condições em que elas foram examinadas. Novamente, os resultados foram semelhantes para organismos terrícolas, límnicos e marinhos. A revisão de Connell (1983) foi mais restrita do que aquela realizada por Schoener: 72 estudos publicados em seis revistas importantes, abordando um total de 215 espécies e 527 experimentos diferentes. A competição interespecífica foi demonstrada na maioria dos estudos, em mais da metade das espécies, e em aproximadamente 40% dos experimentos. Em contraste com Schoener, Connell constatou que a competição interespecífica foi mais prevalente em organismos marinhos do que em terrícolas, assim como era mais comum em organismos grandes do que nos pequenos.

De forma conjunta, as revisões de Schoener e de Connell certamente indicam que a competição interespecífica é algo comum. Sua porcentagem de ocorrência entre espécies é admitidamente menor do que sua porcentagem de ocorrência em estudos completos. Entretanto, isso é esperado, visto que, por exemplo, se quatro espécies estão arranjadas em uma única dimensão de nicho e todas as espécies competem entre si, seriam afetados apenas três das seis (ou 50%) de todos os pares de interações possíveis.

Connell também observou, entretanto, que em estudos de apenas um par de espécies, a competição interespecífica foi quase sempre evidente, e, com mais espécies, a prevalência abaixou acentuadamente (de mais de 90 para menos de 50%). Isso pode ser explicado em parte pelo argumento descrito, mas também pode indicar viés nos pares de espécies estudadas e nos estudos que de fato são registrados (ou aceitos por editores de revistas). É muito provável que a escolha de muitos dos pares de espécies para estudo tenha sido devida à sua natureza "interessante" (porque suspeitavam da existência de competição entre elas) e, se nada é encontrado, isso simplesmente não é registrado. Julgar a prevalência de competição a partir de tais estudos é de certa forma semelhante a julgar a prevalência de padres envolvidos com estupro ou drogas a partir de jornais sensacionalistas. Viés na

escolha dos estudos é um problema real, apenas parcialmente amenizado em estudos de grandes grupos de espécies quando os "negativos" podem ser conscientemente registrados na presença de um ou poucos "positivos". Portanto, os resultados de levantamentos, como aqueles de Schoener e Connell, exageram, com uma magnitude desconhecida, a freqüência da competição.

Conforme citado, insetos fitófagos foram pouco representados nos dados de Schoener, embora revisões sobre eles surgiram que a competição é relativamente rara no grupo como um todo (Strong *et al.*, 1984) ou em pelo menos em alguns grupos – por exemplo, nos "cortadores de folhas" (Denno *et al.*, 1995). Existem também exemplos de "nichos vagos" para insetos fitófagos: sítios de alimentação ou modos de alimentação em plantas que são distribuídas amplamente e que em algumas regiões são utilizadas pela fauna de insetos, mas não em outras partes do mundo, onde a fauna de insetos nativos é diferente (Figura 19.2). Essa falha em saturar o espaço de nicho também serve como evidência contra a noção de um poderoso papel de competição interespecífica. Em um nível mais geral, tem sido sugerido que herbívoros *como um todo* quase nunca são limitados por alimentos, e que, portanto, provavelmente não competem por recursos em comum (Hairston *et al.*, 1960; Slobodkin *et al.*, 1967; ver Seção 20.2.5). Essas sugestões baseiam-se nas observações de que plantas verdes são em geral abundantes e encontradas preponderantemente intactas. Elas são raramente devastadas, e a maioria dos herbívoros é escassa na maior parte do tempo. Schoener observou que a proporção de herbívoros exibindo competição interespecífica é significativamente menor do que aquelas observadas em plantas, carnívoros e detritívoros.

De maneira geral, portanto, a competição interespecífica contemporânea tem sido registrada em estudos que abordam uma ampla gama de organismos, tendo incidência particularmente óbvia em alguns grupos – por exemplo, entre organismos sésseis em situações de alta densidade. Entretanto, em outros grupos de organismos, a competição interespecífica pode ter pouca ou nenhuma influência. Ela parece ser relativamente rara entre herbívoros em geral, e particularmente rara entre alguns tipos de insetos fitófagos.

19.2.2 O poder estruturador da competição

Mesmo quando a competição é potencialmente intensa, ainda assim as espécies podem coexistir. Isso tem sido destacado em estudos teóricos de comunidades-modelo em que indivíduos de cada espécie possuem distribuição agregada – embora com distribuição independente de outras espécies –, competem por recursos efêmeros e são distribuídos em manchas (p. ex., Atkinson e Shorrocks, 1981; Shorrocks e Rosewell, 1987; ver Capítulo 8). As espécies exibiram "competição contemporânea" (como a observada nos levantamentos de Schoener e Connell), no sentido de que a remoção de uma espécie acarretou um aumento em abundância de outras. Entretanto, apesar de os coeficientes de competição terem sido suficientemente altos para haver exclusão competitiva em um ambiente homogêneo, a natureza de mosaico do ambiente e o comportamento de agregação das espécies tornaram a coexistência possível sem qualquer diferenciação de nicho. Portanto, mesmo se a competição interespecífica de fato afeta a abundância das populações, ela não necessariamente determina a composição de espécies da comunidade. Em um estudo de campo de 60 táxons de insetos (Diptera e Hymenoptera) que exploram recursos de 66 táxons de cogumelos com distribuição em manchas, Wertheim e colaboradores (2000) constataram que a coexistência de insetos poderia ser explicada por agregação intra-específica na maneira descrita, e a partição de recursos não contribuiu de forma detectável para a biodiversidade.

Por outro lado, mesmo quando não há competição interespecífica ou ela é difícil de detectar, isso não significa necessariamente que ela não tem importância como uma força estruturadora. Espécies podem não competir no presente devido à seleção no passado ter favorecido o evitamento de competição e, portanto, uma diferenciação de nichos (o fantasma da competição passada de Connell – ver Capítulo 8). Alternativamente, competidores que não tiveram sucesso podem já ter sido levados à extinção; as espécies observadas hoje em dia podem então ser simplesmente aquelas que foram capazes de existir, pois competiram pouco ou mesmo não competiram com outras espécies. Adicionalmente, espécies podem competir apenas raramente (por exemplo, durante explosões do tamanho populacional) ou somente em alguns locais com alta densidade, embora o resultado de tal competição possa ser crucial para a sua existência continuada em um local em particular. Em todos estes casos, a competição interespecífica deve ser vista como uma influência poderosa sobre a estrutura de comunidades, afetando quais espécies podem coexistir e a natureza precisa daquelas espécies. Entretanto, essa influência não será refletida no nível de competição contemporânea. É claro que a intensidade da competição contemporânea pode às vezes ser relacionada apenas fracamente ao poder estruturador da competição dentro de comunidades.

Essa fraca relação tem levado muitos ecólogos de comunidades a fazerem estudos sobre competição que não levem em consideração a competição contemporânea. A abordagem tem sido prever inicialmente o que a comunidade *deveria* parecer se a competição interespecífica estivesse moldando-a, ou a tivesse moldado no passado, e, então, examinar comunidades reais para ver se elas concordam com as previsões.

As previsões emergem prontamente da teoria de competição convencional (ver Capítulo 8).

1. Competidores potenciais que coexistem em uma comunidade devem, pelo menos, exibir diferenciação de nicho (ver Seção 19.2.3).
2. Esta diferenciação de nicho deve-se manifestar freqüentemente como diferenciação morfológica (ver Seção 19.2.4).
3. Dentro de qualquer comunidade, seria improvável a coexistência de competidores potenciais com pouca ou nenhuma diferenciação de nicho. Suas distribuições espaciais deveriam, portanto, ser negativamente associadas: cada um tende a ocorrer somente onde o outro inexiste (ver Seção 19.2.5).

Nas seções seguintes, discutiremos estudos que tratam de documentar padrões consistentes com o papel de competição na estruturação de comunidades.

(a)

Formas de alimentação

Partes das plantas – ver diagrama

	Mastigador	Sugador	Minador	Galhador
Raque				
Pina				
Costa				(Rare)
Cóstula				

(b)

	Mastigador	Sugador	Minador	Galhador
Raque				
Pina				
Costa				
Cóstula				

(c)

	Mastigador	Sugador	Minador	Galhador
Raque				
Pina				
Costa				
Cóstula				

Pina, lâmina foliar

Raque, caule

Costa, nervura mediana da pina

Cóstula, nervuras laterais da pina, ligadas à costa

FIGURA 19.2 Locais e formas de alimentação de insetos herbívoros em samambaia-das-taperas (*Pteridium aquilinum*) em três continentes. (a) Skipwith Common, no norte da Inglaterra; dados obtidos de um sítio florestal e outro com vegetação mais aberta. (b) Hombrom Bluff, uma savana florestada em Papua-Nova Guiné. (c) Sierra Blanca nas montanhas Sacramento do Novo México e do Arizona, EUA; assim como em Skipwith, os dados são derivados de um sítio florestal e outro com vegetação aberta. Cada inseto explora a fronde da samambaia de maneira característica. Mastigadores vivem externamente e cortam pedaços grandes da planta; sugadores perfuram células individuais ou o sistema vascular; minadores vivem dentro dos tecidos; e galhadores também vivem dentro de tecidos, mas induzem galhas. Os locais de alimentação estão indicados no diagrama de uma fronde da samambaia. Locais de alimentação de espécies que exploram mais de uma parte da fronde estão unidos por linhas. ➔ = sítios florestais e com vegetação aberta; ⁝ = sítios com apenas vegetação aberta (segundo Lawton, 1984).

19.2.3 Evidências de padrões de comunidades: diferenciação de nicho

Os vários tipos de diferenciação de nicho em animais e plantas foram descritos no Capítulo 8. Por outro lado, os recursos podem ser utilizados de forma diferenciada. Isto pode acontecer dentro de um único hábitat ou como uma diferença em micro-hábitat, distribuição geográfica ou aparecimento temporal, se os recursos são separados espacial ou temporalmente. Alternativamente, as espécies e suas capacidades competitivas podem diferir em suas respostas às condições ambientais. Isto também pode ser expresso como diferenciação em micro-hábitat, geográfica ou temporal, dependendo das maneiras pelas quais as condições variam.

19.2.3.1 Complementaridade de nicho

Em um estudo de diferenciação de nicho e coexistência, diversas espécies de peixes-palhaço (*anenome fish*) foram estudados próximo a Madang, em Papua-Nova Guiné (Elliott e Mariscal, 2001). Esta região tem a maior riqueza em espécies, tanto de peixes-palhaço (9) quanto de suas anêmonas hospedeiras (10). Cada indivíduo de anêmona é tipicamente ocupado por indivíduos de apenas uma espécie de peixe-palhaço, visto que os residentes são agressivos e repelem intrusos (embora interações agressivas sejam menos freqüentemente observadas entre peixes-palhaço de tamanhos muito diferentes). As anêmonas parecem ser um recurso limitante para os peixes, porque quase todas as anêmonas estavam ocupadas. Adicionalmente, quando algumas foram transplantadas para novos locais, observou-se que estas foram rapidamente colonizadas e que houve um aumento na abundância de peixes adultos. Um levantamento em três recifes em quatro zonas (próximo à praia, meio da lagoa, barreira externa do coral e alto mar: Figura 19.3a) mostraram que cada peixe-palhaço estava primariamente associado a uma espécie em particular de anêmona e que cada um mostrou uma preferência característica por uma zona em particular (Figura 19.3b). Diferentes peixes-palhaço que viviam na mesma anêmona estavam tipicamente associados a diferentes zonas. Por exemplo, *Amphiprion percula* ocupava a anêmona *Heteractis magnifica* na zona próxima à praia, e *A. perideraion* ocupava *H. magnifica* nas zonas de alto mar. Elliot e Mariscal concluíram que a coexistência das nove espécies de peixes-palhaço nos recursos limitados de anêmonas foi possível devido às diferenças de seus nichos, junto com a capacidade das espé-

cies pequenas de peixes-palhaço (*A. sandaracinos* e *A. leucokranos*) de coabitarem as mesmas anêmonas com espécies de maior tamanho. O padrão é consistente com o que seria esperado de comunidades moldadas por competição (especificamente as previsões 1 e 3 citadas).

Vale a pena ressaltar dois pontos adicionais ilustrados pelos peixes-palhaço. Primeiro, eles podem ser considerados uma guilda, no sentido de serem um grupo de espécies que exploram de maneira semelhante a mesma classe de recursos ambientais (Root, 1967). Se a competição interespecífica de fato ocorre, ou se ocorreu no passado, isto muito provavelmente ocorre, ou ocorreu, dentro de guildas. Isto, entretanto, *não* significa que membros de guildas necessariamente competem ou já competiram: é tarefa dos ecólogos demonstrarem que as coisas são assim.

O segundo ponto sobre os peixes-palhaço é que eles demonstram *complementaridade de nicho*. Isto é, dentro da guilda como um todo, a diferenciação de nicho envolve diversas dimensões de nicho, e espécies que ocupam posições similares ao longo de uma dimensão (espécie de anêmona usada) tendem a diferir ao longo de outra dimensão (zona ocupada). Diferenciação complementar ao longo de diversas dimensões tem sido demonstrado para guildas tão diversas quanto lagartos (Schoener, 1974), mamangavas (Pyke, 1982), morcegos (McKenzie e Rolfe, 1986), carnívoros de florestas pluviais (Ray e Sunquist, 2001) e árvores tropicais (Davies *et al.*, 1998), como o descrito a seguir.

FIGURA 19.3 (a) Mapa mostrando a localização de três sítios (réplicas) de estudo em cada uma das quatro zonas dentro e fora da Lagoa Madang (N, próximo à praia; M, meio da lagoa; O, face externa da barreira de coral, OS, recifes em alto mar). Áreas em branco indicam água, áreas em cinza-escuro indicam recifes de corais e áreas em cinza claro indicam terra. (b) Porcentagem de três espécies comuns de anêmonas (*Heteractis magnifica*, *H. crispa* e *Stichodactyla mertensii*) ocupadas por diferentes espécies de peixes-palhaço (*Amphiprion* spp., ver chave de identificação à esquerda) em cada uma das quatro zonas. O número de anêmonas observadas em cada zona é indicado por *n* (segundo Elliot e Mariscal, 2001).

19.2.3.2 Diferenciação de nicho no espaço

As árvores variam em suas capacidades de usar recursos como luz, água e nutrientes. Um estudo em Bornéo, de 11 espécies de árvores do gênero *Macaranga*, mostrou uma marcada diferenciação em necessidades de luz, desde espécies com demanda de luz extremamente alta, como *M. gigantea*, até espécies tolerantes à sombra, como *M. kingii* (Figura 19.4a). O nível médio de luz interceptado pelas copas dessas árvores tendia a aumentar conforme elas cresciam, embora a importância relativa das espécies permanecesse constante. As espécies tolerantes à sombra eram menores (Figura 19.4b) e persistiam no sub-bosque, raramente estabelecendo-se em microssítios perturbados (p. ex., *M. kingii*), em contraste com algumas espécies de maior tamanho com alta demanda de luz e que eram pioneiras em grandes clareiras de floresta (p. ex., *M. gigantea*). Outras eram associadas com níveis intermediários de luz e poderiam ser consideradas especialistas de pequenas clareiras (p. ex., *M. trachyphylla*). As espécies de *Macaranga* também se diferenciaram ao longo de um segundo gradiente de nicho, com algumas espécies sendo mais comuns em solos argilosos e outras em solos arenosos (Figura 19.4b). Essa diferenciação pode ser baseada na disponibilidade de nutrientes (geralmente maior em solos argilosos) e/ou disponibilidade de água (possivelmente menor em solos argilosos devido às camadas mais finas de raízes e de húmus). Assim como o observado com os peixes-palhaço, existe evidência de complementaridade de nicho entre as espécies de *Macaranga*. Portanto, espécies com necessidades similares de luz diferem em termos de preferência de textura de solos, especialmente no caso das espécies tolerantes à sombra.

A aparente partição de nicho por espécies de *Macaranga* foi parcialmente relacionada à heterogeneidade horizontal em recursos (níveis de luz em relação ao tamanho da clareira, distribuição de tipos de solos) e parcialmente à heterogeneidade vertical (altura atingida, profundidade da camada de raízes).

Fungos ectomicorrízicos no chão de uma floresta de pinheiros (*Pinus resinosa*) também exploram recursos diferencialmente no plano vertical. Até recentemente, não era possível estudar a distribuição *in situ* de hifas de ectomicorrizas. Hoje em dia, entretanto, análises de DNA permitem identificar possíveis espécies (mesmo na ausência de nomes de espécies) e comparar suas distribuições. O solo da floresta tinha uma camada bem desenvolvida de serrapilheira acima de uma camada de fermentação (a camada F) e uma fina camada úmida (a camada H), com solos minerais abaixo (o horizonte B). Das 26 espécies separadas por análises de DNA, algumas estavam fortemente restritas à camada de serrapilheira (grupo A na Figura 19.5), outras à camada F (grupo D), à camada H (grupo E) ou ao horizonte B (grupo F). As espécies remanescentes tinham distribuições mais amplas (grupos B e C).

19.2.3.3 Diferenciação de nicho no tempo

A competição intensa pode, em teoria, ser evitada pela partição de recursos no espaço horizontal ou vertical, como nos exemplos anteriores, *ou* no tempo (Kronfeld-Schor e Dayan, 2003), por exemplo, alternando os ciclos de vida ao longo do ano. É digno de nota que duas espécies de louva-a-deus que normalmente são predadores em muitas partes do mundo coexistem muitas vezes tanto na Ásia quanto na América do Norte. *Tenodera sinensis* e *Mantis religiosa* possuem ciclos de vida com fases separadas por 2-3 semanas. Para testar a hipótese de que esta assincronia serve para reduzir a competição interespecífica, a época de eclosão de seus ovos foi experimentalmente sincronizada em experimentos replicados de inclusão (Hurd e Eisenberg, 1990). *T. sinensis*, que normalmente eclode mais cedo, não foi afetada por *M. religiosa*. Em contraste, a sobrevivência e o tamanho do corpo de *M. religiosa* diminuiu na presença de *T. sinensis*. Visto que esses louva-a-deus são competidores por recursos compartilhados e predadores um do outro, o resultado desse experimento provavelmente reflete uma interação complexa entre estes dois processos.

Em plantas, também pode haver partição temporal de recursos. Por exemplo, plantas de tundra crescendo em condições limitadas por nitrogênio no Alasca eram diferenciadas em suas épocas de captação de nitrogênio, bem como na profundidade de solo em que ele era extraído e a forma química de nitrogênio utilizado. Para descobrir como as espécies de tundra diferem nas suas captações de diferentes fontes de nitrogênio, McKane e colaboradores (2002) injetaram três formas químicas marcadas com os isótopos raros ^{15}N (amônio inorgânico, nitrato e glicina orgânica) em duas profundidades de solo (3 e 8 cm) em duas ocasiões (24 de junho e 7 de agosto) em um delineamento fatorial de 3 x 2 x 2. A concentração do marcador ^{15}N foi medido em cinco plantas comuns na tundra em 3-6 réplicas de cada tratamento após sete dias da aplicação. As cinco plantas mostraram ser bem distintas em seus usos de nitrogênio (Figura 19.6). Tanto capim-algodão (*Eriophorum vaginatum*) quanto *oxicoco* (*Vaccinium vitis-idaea*) usaram uma combinação de glicina e amônio, embora *oxicoco* tenha obtido estas formas em fases mais iniciais de suas estações de crescimento e em uma profundidade menor que o capim-algodão. O arbusto perenifólio *Ledum palustre* e a bétula anã (*Betula nana*) usaram principalmente amônio, embora *L. palustre* tenha obtido mais desta forma de nitrogênio no início da estação de crescimento, e a

(a)

(b)

FIGURA 19.4 (a) Porcentagem de indivíduos em cada uma das cinco classes de iluminação de copa para 11 espécies de *Macaranga* (tamanho da amostra em parênteses). (b) Distribuição tridimensional de 11 espécies de acordo com altura máxima, proporção de caules em níveis altos de luz (classe 5 em [a]) e proporção de caules em solos ricos em areia. Cada espécie de *Macaranga* é indicada por uma única letra: G = *gigantean*; W = *winkleri*; H = *hosei*; Y = *hypoleuca*; T = *triloba*; B = *beccariana*; A = *trachyphylla*; K = *kingii*; U = *hullettii*; V = *havilandii*; L = *lamellata* (segundo Davies *et al.*, 1998).

bétula o explorou mais tarde. Finalmente, a ciperácea *Carex bigelowii* foi a única espécie a usar preponderantemente o nitrato. Aqui, a complementaridade de nicho pode ser vista ao longo de três dimensões de nicho, com diferenças em época de uso, podendo explicar a coexistência dessas espécies sobre um recurso limitado.

19.2.3.4 Diferenciação de nicho – aparente ou real? Modelos nulos

Muitos casos de partição aparente de recursos têm sido registrados. É provável, entretanto, que exista tendência em não publicar estudos que não detectaram tal diferenciação. É sempre possível, é claro, que esses estudos "sem sucesso" contenham falhas ou sejam incompletos, e que eles falharam em abordar as dimensões relevantes de nicho. Entretanto, uma boa parte deles foram além do necessário e levantam a possibilidade de, em certos grupos, a partição de recursos não ser algo importante. Strong (1982) estudou um grupo de besouros hispíneos (Chrysomelidae) que comumente coexistem como adultos em folhas enroladas de plantas do gênero *Heliconia*. Esses besouros tropicais de vida longa são parentes próximos, comem o mesmo tipo de alimento e ocupam o mesmo hábitat. Eles seriam bons candidatos para demonstrar partição de recursos. Apesar disso, Strong não encontrou evidências de segregação, com exceção de apenas um caso entre as 13 espécies estudadas, que foi fracamente segregada de algumas outras. Os besouros não possuem qualquer comportamento agressivo, tanto dentro de quanto entre espécies: suas especificidades de hospedeiros não mudam em função da co-ocupação de folhas por outras espécies que poderiam ser competidoras; e as disponibilidades de alimento e hábitat freqüentemente não são limitantes para esses besouros, que sofrem intensamente de parasitismo e predação. Nestas espécies, a partição de recursos associada à competição interespecífica parece não estruturar a comunidade. Como temos visto, isso pode bem ser verdade em muitas comunidades de insetos fitófagos. Estudos com plantas envolvendo táxons tão variados quanto fitoplâncton (ver Figura 19.1) e árvores (Brokaw e Bushing, 2000), de forma semelhante, não têm evidências consistentes que sustentem um forte papel para partição de nichos na promoção de coexistência e diversidade de espécies. Apesar de padrões consistentes com a hipótese de

Espécies	Grupo
Desconhecida TRFLP 009	A
Desconhecida TRFLP 010	
Ramaria concolor	
Desconhecida TRFLP 007	
Tylopilus felleus	
Desconhecida TRFLP 008	
Desconhecida TRFLP 006	
Lactarius sp.	
Desconhecida TRFLP 005	
Trichoderma sp.	B
Desconhecida TRFLP 001	
Desconhecida TRFLP 002	
Scleroderma citrinum	
Russula sp. (branco 1)	
Desconhecida TRFLP 003	C
Clavulina cristata	
Cenococcum geophilum	
Desconhecida TRFLP 004	D
Desconhecida TRFLP 014	
Suillus intermedius	
Clavarióide 2	
Desconhecida TRFLP 013	E
Russula sp. (branco 2)	
Amanita rubescens	
Desconhecida TRFLP 015	F
Amanita vaginata	

Distribuição vertical: 0 20 40 60 80 100 — Porcentagem de ocorrências

Serrapilheira · Camada H · Camada F · Horizonte B

FIGURA 19.5 Distribuição vertical de 26 espécies de fungos ectomicorrízicos no chão de uma floresta de pinheiros determinada por análise de DNA. A maioria ainda não foi descrita formalmente e são indicadas com código (TRFLP = *terminal restriction fragment length polymorphism*). As barras indicam a porcentagem de ocorrência de cada espécie na serrapilheira, na camada F na camada H e no horizonte B (segundo Dickie *et al.*, 2002).

diferenciação de nichos serem razoavelmente comuns, eles com certeza não são universais.

Diversos autores, notadamente Simberloff e Strong, têm criticado o que eles vêem como uma tendência em interpretar "meras diferenças" como confirmações da importância de competição interespecífica. Tais trabalhos levantam a questão de quão suficientemente grandes ou regulares devem ser as diferenças para interpretarmos como distintas das que poderiam ser encontradas ao acaso entre um conjunto de espécies. Este problema levou a uma abordagem conhecida como *análise de modelos nulos* (Gotelli, 2001). Modelos nulos são modelos de comunidades que possuem certas características das suas equivalentes reais, mas que congregam seus componentes ao acaso, especificamente excluindo as conseqüências de interações biológicas. De fato, tais análises são tentativas de seguir uma abordagem muito mais geral de investigação científica, a construção e teste de *hipóteses nulas*. A idéia (familiar a muitos leitores em um contexto estatístico) é que os dados sejam agregados de forma (o modelo nulo) a representarem o que os dados deveriam parecer na ausência do fenômeno sob investigação (neste caso, interações entre espécies, particularmente competição interespecífica). Se os dados reais mostram uma significativa diferença estatística da hipótese nula, esta é rejeitada, e a ação do fenômeno sob investigação é fortemente inferida. Rejeitar (ou falsificar) a ausência de um efeito é um fato considerado melhor do que confirmar sua presença, visto que existem métodos estatísticos bem-estabelecidos para testar se as coisas são significativamente diferentes (possibilitando a falsificação), mas nenhum para testar se as coisas são "significativamente semelhantes".

Lawlor (1980) examinou 10 comunidades de lagartos na América do Norte, contendo 4-9 espécies, para as quais ele tinha estimativas das quantidades de cada uma das 20 categorias de alimentos consumidos por cada uma das espécies em cada uma das comunidades (dados de Pianka, 1973). Diversos modelos nulos destas comunidades foram criados (ver a seguir) e comparados com seus equivalentes reais em termos dos padrões de sobreposição em uso de recursos. Se a competição é ou tem sido uma força significativa na determinação da estrutura de comunidades, os nichos deveriam ser separados e, portanto, a sobreposição no uso de recursos em comunidades reais deveria ser menor do que aquela prevista por modelos nulos.

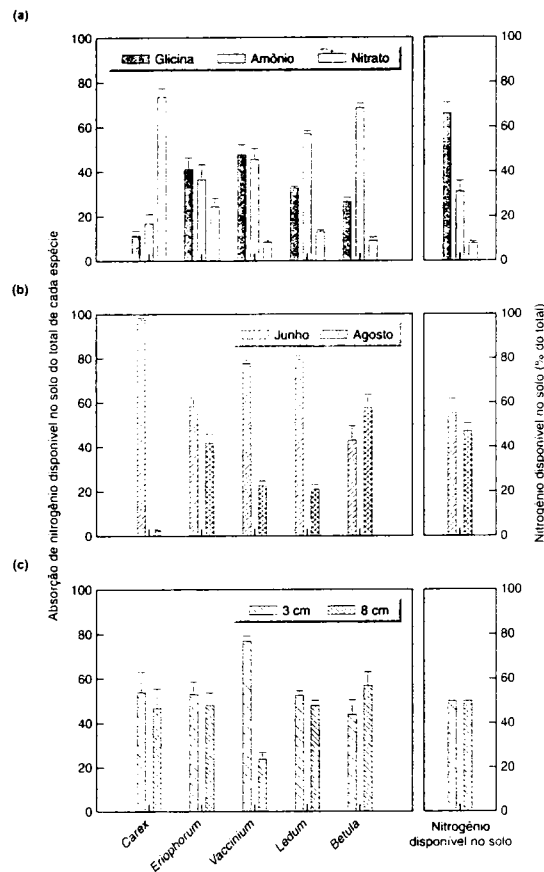



FIGURA 19.6 Absorção média de nitrogênio do solo (± EP) em termos de (a) formas químicas, (b) época de absorção e (c) profundidade de absorção pelas cinco espécies mais comuns em tundra com touceiras no Alaska. Os dados estão expressos como porcentagem absorvida por cada espécie (diagramas à esquerda) ou como porcentagem total de nitrogênio disponível no solo (diagramas à direita) (segundo McKane *et al.*, 2002).

A análise de Lawlor foi baseada nas "eletividades" das espécies consumidoras, em que a eletividade da espécie *i* para o recurso *k* foi a proporção da dieta da espécie *i* que consistia do recurso *k*. As eletividades, portanto, variavam de 0 a 1. Essas eletividades foram, por sua vez, usadas para calcular, para cada par de espécies em uma comunidade, um índice de sobreposição no uso de recursos que variava entre 0 (sem sobreposição) e 1 (sobreposição completa). Finalmente, cada comunidade foi caracterizada por um único valor: a média dos valores de sobreposição no uso de recursos para todos os pares de espécies presentes.

Os modelos nulos eram de quatro tipos, gerados por quatro "algoritmos de reorganização" (RA1-RA4, Figura 19.7). Cada um reteve um aspecto diferente da estrutura original da comunidade, com os demais aspectos de uso de recursos sendo aleatorizados.

RA1 reteve a quantidade mínima da estrutura original da comunidade. Somente o número original de espécies e o número original de categorias de recursos foram retidos. As eletividades observadas (incluindo zeros) foram trocadas em todos os casos por valores aleatórios entre 0 e 1. Isto resultou em um número muito menor de zeros do que aquele presente na comunidade original. A largura de nicho de cada espécie foi, portanto, aumentada.

RA2 trocou todas as eletividades, *exceto os zeros*, por valores aleatórios. Portanto, o grau qualitativo de especialização de cada consumidor foi retido (isto é, o número de recursos consumidos em qualquer quantidade por cada espécie foi mantido).

RA3 reteve não somente o grau original de especialização qualitativa, mas também as amplitudes originais dos nichos dos consumidores. Nenhuma eletividade gerada aleatoriamente foi usada. Ao contrário, o conjunto original de valores foi rearranjado. Em outras palavras, para cada consumidor, todas as eletividades, tanto zeros quanto não-zeros, foram aleatoriamente redistribuídas para os diferentes tipos de recursos.

RA4 redistribui apenas as eletividades não-zeros. De todos os algoritmos, este foi o que mais reteve a estrutura original da comunidade.

Cada um dos quatro algoritmos foi aplicado a cada uma das 10 comunidades. Em todos os 40 casos, 100 "modelos nulos" de comunidades foram gerados, e os respectivos 100 valores médios de sobreposição de recursos foram calculados. Se a competição era importante na comunidade real, estas médias de sobreposição deveriam exceder o valor da comunidade real. A comunidade real foi, portanto, considerada ter uma média de sobreposição *significativamente* menor que aquela do modelo nulo ($P < 0{,}05$), se cinco ou menos das 100 simulações dessem médias de sobreposição menores do que o valor real.

Os resultados estão apresentados na Figura 19.7. O aumento na amplitude de nicho de todos os consumidores (RA1) resultou nas maiores médias de sobreposição (significativamente maiores do que nas comunidades reais). O rearranjo dos valores não-zero de eletividades observadas (RA2 e RA4) também resultou em médias de sobreposição que foram sempre significativamente maiores que aquelas de fato observadas. Por outro lado, para RA3, que teve todas as eletividades redistribuídas, as diferenças nem sempre foram significativas. Mas para todas as comunidades, a média do algoritmo foi maior do que a média observada. No caso das comunidades de lagartos, portanto, as baixas sobreposições em uso de recursos sugerem que as amplitudes de nicho são segregadas, e que a competição interespecífica possui um papel importante na estruturação de comunidades.

Um estudo semelhante àquele da Figura 19.7 tratou da partição tempo-

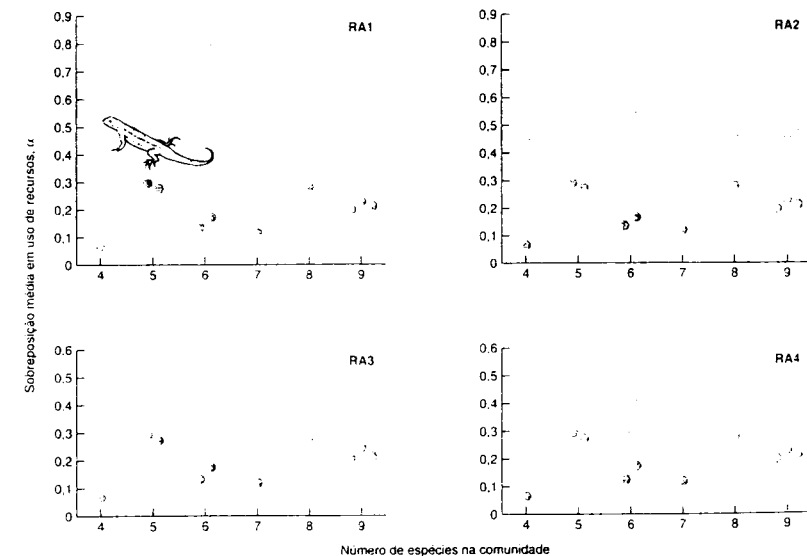



FIGURA 19.7 Índices médios de sobreposição em uso de recursos para cada uma das 10 comunidades de lagartos na América do Norte estudados por Pianka (1973), representados como círculos cheios. Estes podem ser comparados, em cada caso, com a média (linha horizontal), o desvio-padrão (retângulo vertical) e a amplitude (linha vertical) dos valores médios de sobreposição para os correspondentes conjuntos obtidos a partir de 100 comunidades criadas aleatoriamente. A análise foi feita usando-se quatro tipos diferentes de algoritmos de reorganização (RAs), como descrito no texto (segundo Lawlor, 1980).

ral e espacial de nichos em comunidades de formigas campestres em Oklahoma (Albrecht e Gotelli, 2001). Neste caso, houve pouca evidência para partição de nicho em termos sazonais. Entretanto, em uma escala espacial menor, houve menor sobreposição espacial que o esperado ao acaso em sítios individuais contendo iscas. Este padrão de resultados – às vezes, o papel de competição é confirmado, outras, não – têm sido a conclusão geral das abordagens com modelos nulos.

19.2.4 Evidências de padrões morfológicos

Onde a diferenciação de nicho é manifestada como diferenciação morfológica, o espaçamento entre nichos tem seu equivalente na regularidade em grau de diferença morfológica entre espécies pertencentes a uma guilda. Especificamente, uma característica comum sugerida para guildas animais que parecem segregar fortemente ao longo de uma única dimensão de recursos é que espécies adjacentes tendem a exibir diferenças regulares em tamanho de corpo ou no tamanho dos aparatos de alimentação. Hutchinson (1959) foi o primeiro a catalogar muitos exemplos, obtidos tanto de vertebrados quanto de invertebrados, de seqüências de potenciais competidores em que indivíduos medianos de espécies adjacentes tinham razão de peso de aproximadamente 2,0 ou razão de comprimento de aproximadamente 1,3 (a raiz cúbica de 2,0). Esta "regra" parece também ser aproximadamente válida para guildas tão diferentes quanto pombas-cuco (*cuckoo-doves*) coexistentes (razão de peso médio do corpo de 1,9; Diamond, 1975), mamangavas (razão de comprimento da probóscide para abelhas operárias de 1,32; Pyke, 1982), mustelídeos (razão de diâmetro do canino entre 1,23 e 1,50; Dayan *et al.*, 1989) e mesmo fósseis de braquiópodes (entre 1,48 e 1,57 para comprimento da silhueta de corpo, um índice de tamanho do órgão de alimentação de braquiópodes; Hermoyian *et al.*, 2002). Modelos de competição não predizem valores específicos de razão de tamanho que possam ser aplicáveis em uma ampla gama de organismos e ambientes, sendo, portanto, necessário comprovar se a aparente regularidade descrita não é apenas um encontro empírico fortuito. No caso de comunidades de braquiópodes (Figura 19.8), entretanto, Hermoyian e colaboradores (2002) construíram 100.000 modelos nulos em que cada um retirava quatro espécies de forma aleatória da fauna de braquiópodes fósseis da família Strophomenidae (74 táxons) e calculava a razão de tamanho entre espécies adjacentes. Baseado em seus resultados, eles rejeitaram a hipótese nula ($P < 0{,}03$) de que as razões observadas poderiam ter surgido de taxa selecionados ao acaso, dando suporte à hipótese de similaridade limitante.

Se a competição interespecífica de fato molda uma comunidade, ela deveria fazer isto por processos de extinção seletiva. Espécies muito similares simplesmente não conseguiriam persistir juntas. O registro detalhado feito por ornitólogos das seis principais ilhas do Havaí durante o período 1860-1980 possibilitou a Moulton e Pimm (1986) estimarem, pelo menos para a década mais próxima, quando cada espécie de ave passeriforme foi introduzida e se e quando ela tornou-se extinta, e quando. Nos registros, como um todo, havia 18 pares de espécies congenéricas presentes ao mesmo tempo em uma mesma ilha. Destes, seis pares persistiram juntos; em nove casos, uma espécie se tornou extinta; e, em três casos, ambas as espécies desapareceram (a última categoria foi ignorada nas análises, visto que o resultado não é compatível com exclusão competitiva entre pares de espécies). Em casos nos quais uma espécie se tornou extinta, o par de espécies era morfologicamente mais similar do que nos casos em que ambas as espécies persistiram: a diferença em porcentagem média no comprimento de bico foi 9 e 22%, respectivamente. Este resultado estatisticamente significativo é consistente com a hipótese de competição.

FIGURA 19.8 Distribuições dos comprimentos da silhueta de corpo de quatro espécies de braquiópodes da família Strophomenidae (SOL) obtidos em amostras de sedimento marinho em Indiana, EUA, do Ordoviciano tardio (*c.* 448-438 milhões de anos antes do presente). As espécies mostradas, da esquerda para a direita, são *Eochonetes clarksvillensis*, *Leptaena richmondensis*, *Strophomena planumbona* e *Rafinesquina alternata* (segundo Hermoyian *et al.*, 2002).

A abordagem de Mouton e Pimm foi informativa, pois invocou dados históricos, fornecendo um lampejo do elusivo trabalho do "fantasma da competição passada". Uma perspectiva evolutiva tem sido incorporada de forma mais explícita pelo uso de "análises cladísticas", que nos possibilitam reconstruir filogenias (árvores evolutivas) baseadas em similaridades e diferenças entre espécies usando suas moléculas de DNA e/ou características morfológicas (ou ainda outras com significado biológico).

Os resultados de análises com lagartos *Anolis* de Porto Rico (Figura 19.9a) são consistentes com a hipótese de evolução divergente em tamanho de corpo (Losos, 1992). O estágio evolutivo com duas espécies (o primeiro e mais baixo nó na Figura 19.9a) era composto por espécies marcadamente diferentes no comprimento focinho-cloaca (SVL, *snout-vent length* – um índice-padrão para tamanho de lagartos) com aproximadamente 38 e 64 mm (*A. occultus* e o ancestral de todos os demais tipos, respectivamente), e os tamanhos durante o estágio com três espécies (o próximo nó) eram de 38, 64 e 127 mm. Na Jamaica, por outro lado (Figura 19.9b), tal padrão não é observado; os estágios com duas ou três espécies eram compostos por espécies com tamanhos semelhantes (61 e 73 mm, depois com 57, 61 e 73 mm SVL). Entretanto, as filogenias das duas ilhas mostram consistência marcante, quando vistas do ponto de vista de padrões de "ecomorfótipos" – cada um distinto em morfologia, ecologia e comportamento. Em ambas as ilhas, o estágio com dois ecomorfótipos era composto por um ecomorfótipo afilado e com pernas curtas, que podiam andar vagarosamente sobre suportes estreitos na periferia de árvores, e uma espécie ancestral generalista. No estágio com três ecomorfótipos, também, ambas as ilhas possuíam a mesma assembléia – um ecomorfótipo afilado, um especializado em forragear em copas de árvores e um tipo associado a troncos e chão, o último sendo robusto e com pernas longas que usava seus saltos e suas habilidades de corredor para forragear no chão. No estágio com quatro ecomorfótipos, os padrões eram idênticos novamente, cada ilha tendo adquirido um tipo associado a troncos e copas. Somente no estágio com cinco espécies, houve uma diferença – o ecomorfótipo associado a campos com arbustos foi o último a aparecer em Porto Rico, embora o seu equivalente nunca tenha aparecido na Jamaica (Figura 19.10). Observe que, em cada ilha, um ecomorfótipo geralmente consiste em uma única espécie de *Anolis*, embora Porto Rico tenha diversas espécies associadas a base de troncos e a campos com arbustos. Esta análise filogenética é consistente com a hipótese de que a montagem da assembléia tanto em Porto Rico quanto na Jamaica tenha ocorrido por meio de partição seqüencial de micro-hábitats, com diferenças morfológicas talvez sendo relacionadas a diferenças em utilização de micro-hábitats. Estendendo este trabalho para outras ilhas, Losos e colaboradores (1998) confirmaram que a radiação adaptativa em ambientes semelhantes pode produzir resultados evolutivos extraordinariamente similares.

FIGURA 19.9 Filogenias de lagartos do gênero *Anolis* em (a) Porto Rico e (b) Jamaica. Para cada espécie, são mostrados tamanho (comprimento focinho-cloaca, mm) e ecomorfótipo: cg = espécie gigante associada a copas de árvores; ca = associado a campos com arbustos; tc = associado a copas de árvores; tch = associado a troncos e chão; af = afilado e com pernas curtas (segundo Losos, 1992).

19.2.5 Evidências de distribuições negativamente associadas

Diversos estudos têm usado padrões de distribuição como evidência para a importância de competição interespecífica. Entre esses estudos, destaca-se o inventário de aves terrícolas feito por Diamond (1975) nas ilhas do Arquipélago Bismarck, região oceânica próxima à Nova Guiné. A evidência mais marcante vem das distribuições que Diamond chamou de "tabuleiros de xadrez" (*checkerboard*). Nestas, duas ou mais espécies ecologicamente similares (isto é, membros da mesma guilda) possuem distribuições mutuamente exclusivas, embora interdigitantes, de tal forma que em qualquer ilha existe apenas uma das espécies (ou nenhuma em alguns casos). A Figura 19.11 mostra isto para duas pequenas e ecologicamente similares espécies de pomba-cuco (*cuckoo-dove*): *Macropygia mackinlayi* e *M. nigrirostris*.

Uma abordagem com modelos nulos para as diferenças em distribuições envolve comparações entre as co-ocorrências das espécies em diversos locais com aquelas esperadas ao acaso. A observação de um número excessivamente maior de associações negativas seria interpretada como consistente com o papel de competição na determinação da estrutura de comunidades.

Censos detalhados de plantas nativas e exóticas (introduzidas), ocorrendo em 23 pequenas ilhas no Lago Manapouri na Ilha do Sul da Nova Zelândia (Wilson, 1988b), foram usadas para calcular um índice de associação para cada par de espécies:

$$d_{ik} = (O_{ik} - E_{ik}) / SD_{ik} \qquad (19.1)$$

em que d_{ik} é a diferença entre o número observado (O_{ik}) e o esperado (E_{ik}) de ilhas compartilhadas pelas espécies i e k, ex-

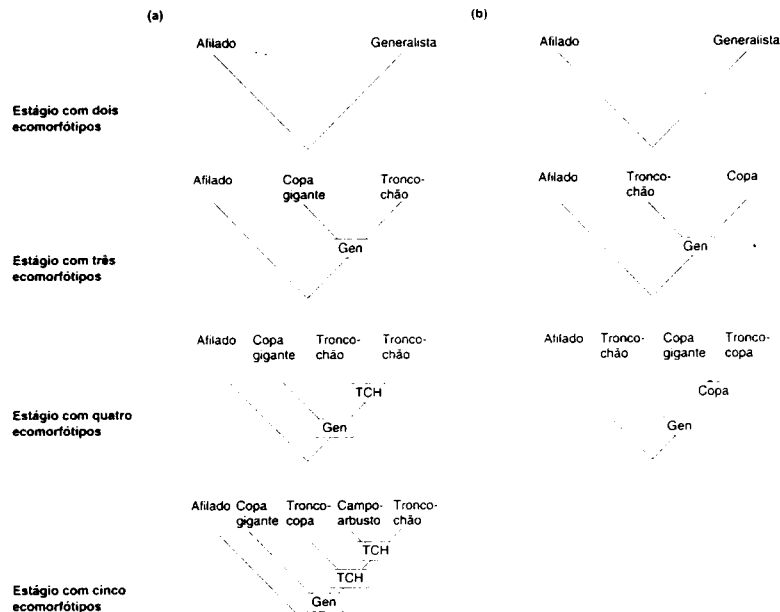



FIGURA 19.10 Evolução das comunidades de lagartos *Anolis* em (a) Porto Rico e (b) Jamaica para comunidades com dois, três, quatro e, no caso de Porto Rico, cinco ecomorfótipos. Legendas nos nós das árvores indicam características estimadas das espécies ancestrais (segundo Losos, 1992).

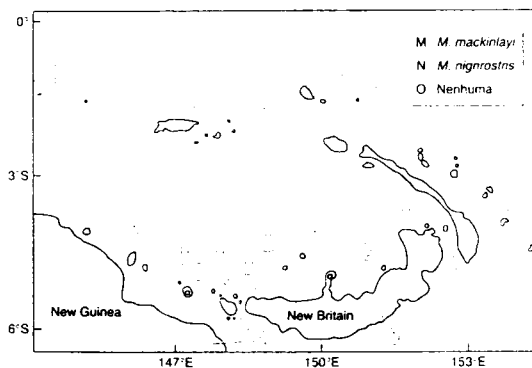



FIGURA 19.11 Distribuição tipo tabuleiro de xadrez de duas espécies de pequenas pombas-cuco *Macropygia* na região de Bismarck. Ilhas com faunas de pombas conhecidas estão marcadas com M (*M. mackinlayi* residente), N (*M. nigrirostris* residente) ou O (nenhuma espécie residente). Observe que a maioria das ilhas possui uma das espécies, nenhuma ilha possui ambas e algumas ilhas não possuem espécie alguma (segundo Diamond, 1975).

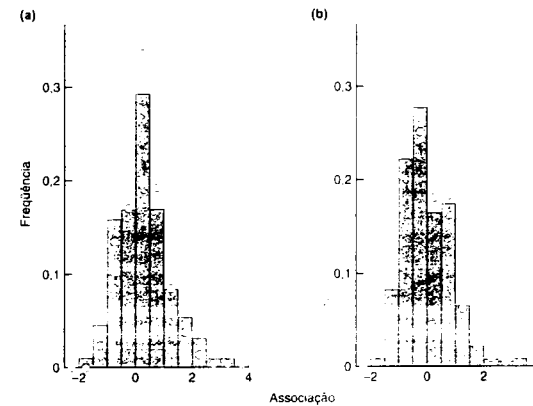



FIGURA 19.12 Comparação entre os valores de associação observados entre pares de (a) espécies de plantas nativas e (b) espécies de plantas exóticas em ilhas do Lago Manapouri (histogramas), e as distribuições esperadas a partir de um modelo nulo (O) (segundo Wilson, 1988b).

presso em termos do desvio-padrão (SD, *standard deviation*) do número esperado (SD_{ik}).

Os conjuntos de valores reais resultantes para as comunidades de espécies nativas e exóticas estão apresentados como histogramas na Figura 19.12. Eles podem ser comparados com modelos nulos de comunidades em que a riqueza de espécies em ilhas e a freqüência de ocorrência das espécies foram igualadas com aqueles valores observados, mas em que se aleatoriza as ocorrências das espécies nas ilhas (Wilson, 1987). Mil aleatorizações foram feitas, produzindo uma freqüência média em cada categoria d_{ik} (os círculos na Figura 19.12). A análise das plantas nativas mostrou um excesso de associações negativas (altamente significativas para as quatro categorias iniciais) e associações positivas (altamente significativas para as cinco categorias posteriores), com um correspondente déficit de associações próximas a zero. A análise de plantas exóticas, ao contrário, não mostrou incongruência em relação ao modelo nulo.

No caso de espécies nativas, o excesso de associações negativas é consistente com a ação de exclusão competitiva, e isto é particularmente plausível para espécies lenhosas. Entretanto, não podemos descartar uma explicação baseada na tendência de pares particulares de espécies ocorrerem em hábitats diferentes, que por sua vez não estão representados em todas as ilhas (Wilson, 1988b). A explicação mais plausível para o excesso de associações positivas entre plantas nativas é a tendência de certas plantas ocorrerem nos mesmos hábitats. A concordância de espécies exóticas com o modelo nulo pode refletir seus hábitos geralmente ruderais e alta capacidade de colonização, ou também indicar que ainda não atingiram uma distribuição de equilíbrio (Wilson, 1988b).

O número de pares com distribuições do tipo tabuleiro de xadrez em uma comunidade pode ser facilmente calculado contando-se o número de pares de espécies que nunca co-ocorrem. Uma versão menos estrita da regra de montagem de Diamond em que alguns pares de espécies nunca co-ocorrem pode ser avaliada com o índice C de Stone e Roberts (1990). Esse índice também mede o grau em que espécies co-ocorrem, mas não necessita de perfeita segregação entre espécies. O índice C é calculado para cada par de espécies como $(R_i - S)(R_j - S)$, onde R_i e R_j são os números de sítios em que as espécies i e j ocorrem, e S é o número de sítios em que ambas as espécies co-ocorrem. Um índice médio é então obtido a partir de todos os pares de espécies possíveis da matriz. Para uma comunidade estruturada por interações competitivas, tanto o número de pares "tabuleiro de xadrez" quanto o índice C deveriam ser maiores do que os valores esperados ao acaso.

Gorelli e McCabe (2002) avaliaram a generalidade de distribuições negativamente associadas (em suporte de um papel estruturador da competição) em uma metanálise de vários grupos taxonômicos em 96 conjuntos de dados que registraram a distribuição de assembléias de espécies em um conjunto replicado de sítios. Para cada conjunto real de dados, 1.000 versões aleatorizadas foram preparadas, e, um índice de associação d_{ik}, calculado (como em Wilson, 1988b). Gorelli e McCabe chamaram esse índice de tamanho padronizado do efeito (*standardized effect size*, SES). O resultado dessa análise para todos os 96 conjuntos juntos foram concordantes com as previsões de que o índice C e o número de pares com distribuição do tipo tabuleiro de xadrez devam ser maiores do que o esperado ao acaso (Figura 19.13a, b). A hipótese nula em cada caso é de que o SES médio deva ser zero (comunidades reais não diferentes de comunidades simuladas) e que 95% dos valores devam estar compreendidos entre -2,0 e +2.0. A hipótese nula pode ser rejeitada em ambos os casos. A Figura 19.13c mostra que plantas e vertebrados homeotérmicos tendem a ter valores maiores de SESs para

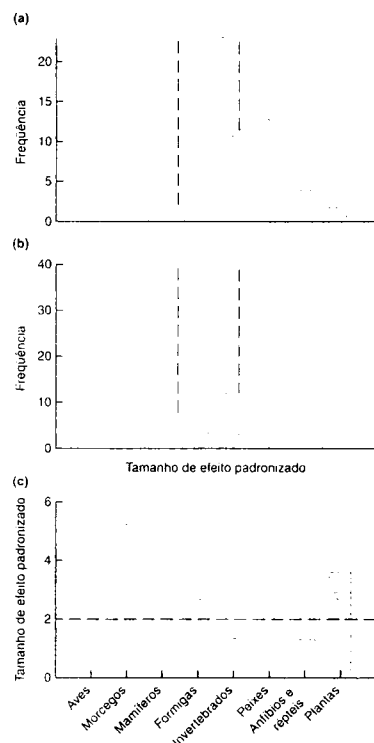



FIGURA 19.13 Histogramas de freqüência do tamanho de efeito padronizado medido para 96 matrizes de presença-ausência obtidas da literatura usando (a) o escore C e (b) o número de pares de espécies, formando distribuições tipo tabuleiro de xadrez perfeitas. (c) Tamanhos de efeito padronizado para o escore C de diferentes grupos taxonômicos. A linha tracejada indica um tamanho de efeito de 2,0, que corresponde aproximadamente a um nível de significância de 5% (segundo Gotelli e McCabe, 2002).

o índice C, indicando fortes tendências em direção à associações negativas entre espécies, do que aquelas entre pecilotérmicos (invertebrados, peixes e répteis), com exceção de formigas.

Gotelli e McCabe (2002) não foram tão longe a ponto de dizer que eles haviam realizado um teste definitivo sobre o papel de competição. Eles observam que algumas espécies exibem "distribuições tipo tabuleiro de xadrez em hábitat", visto possuírem afinidades de hábitats que não se sobrepõem. Outras podem revelar "distribuições tipo tabuleiro de xadrez históricos", co-ocorrendo raramente por terem tido restrições de dispersão desde suas especiações alopátricas (isto é, diferenciado em locais diferentes). Entretanto, tais resultados dão peso adicional para um papel bastante freqüente de competição na estruturação de comunidades.

19.2.6 Síntese do papel da competição

Podemos, agora, tirar algumas conclusões sobre o papel de competição discutido nesta seção.

1. Competição interespecífica é uma explicação possível e, sem dúvida, plausível para muitos aspectos da organização de muitas comunidades – mas nem sempre é uma explicação comprovada.
2. Uma das principais razões para isto é que a competição ativa e atuante no presente tem sido estudada e demonstrada em apenas um pequeno número de comunidades. De maneira geral, sua prevalência real pode ser julgada apenas imperfeitamente a partir dos resultados e considerações discutidas anteriormente.
3. Como uma alternativa à competição atuando no presente, o fantasma da competição passada pode sempre ser invocado para dar uma explicação para padrões observados hoje em dia. Entretanto, tal facilidade na invocação de competição passada é devido ao fato de ser impossível observá-la diretamente e, portanto, difícil de rejeitá-la.
4. As comunidades escolhidas para estudo talvez não sejam típicas. Ecólogos interessados especificamente em competição podem ter escolhido sistemas "interessantes". Estudos que falham em mostrar diferenciação de nicho podem freqüentemente ter sido considerados falhos e acabarem permanecendo, em sua maioria, não-publicados.
5. Os padrões de comunidades descobertos, mesmo quando eles parecem dar suporte à hipótese de competição, freqüentemente possuem explicações alternativas. Por exemplo, espécies que possuem distribuições negativamente associadas podem ter especiado de forma alopátrica recentemente, e suas distribuições podem ainda estar expandindo uma sobre a outra.
6. A explicação recorrente alternativa à competição como a causa de padrões em comunidades é que estes podem ter surgido simplesmente pelo acaso. A diferenciação de nicho pode ocorrer porque as várias espécies evoluíram independentemente em direção à especialização, e por seus nichos especializados serem aleatoriamente diferentes. Mesmo nichos dispostos ao acaso ao longo de uma dimensão de recursos apresentam algum grau de diferença. Similarmente, espécies podem diferir em suas distribuições porque cada uma foi capaz, independentemente, de colonizar e de se estabelecer somente em uma pequena proporção dos hábitats adequados a cada uma. Dez bolas azuis e 10 bolas vermelhas jogadas ao acaso em 100 caixas quase certamente terminarão com distribuições diferentes. Conseqüentemente, a competição não pode ser inferida a partir de meras "diferenças" apenas. Mas quais tipos de diferenças *de fato* possibilitam a ação de competição a ser inferida? Este é o domínio da abordagem de modelos nulos.
7. A abordagem com modelos nulos, tanto no estudo de diferenciação de nicho, de padrões morfológicos ou de padrões de distribuições associadas negativamente é, sem dúvida, válida. Devemos nos proteger contra a tentação de ver competição em uma comunidade simplesmente pelo fato de estarmos procurando-a. Por outro lado, a abordagem é fadada a ter uso limitado, a menos que ela seja aplicada a grupos (geralmente guildas) dentro dos quais a competição possa ser esperada. Em seu favor, a abordagem com modelos nulos faz com que investigadores sejam críticos e impede que estes tirem conclusões precipitadas. Em última análise, ela nunca poderá substituir o conhecimento detalhado da ecologia das espécies em questão no campo, ou de experimentos manipulativos planejados para revelar competição por meio de aumentos ou reduções nas abundâncias de espécies (Law e Watkinson, 1989). Ela pode somente ser parte do conjunto de ferramentas dos ecólogos de comunidades.
8. É certo que a competição interespecífica varia em importância de comunidade para comunidade: ela não possui um papel único e generalizado. Por exemplo, ela parece ser freqüentemente importante em comunidades de vertebrados, particularmente naquelas estáveis, ricas em espécies, e em comunidades dominadas por organismos sésseis, como plantas e corais. Por outro lado, ela é menos freqüentemente importante em algumas comunidades de insetos fitófagos. Um desafio para o futuro é entender a razão de algumas guildas mostrarem evidências de papel de competição, tais como regularidades em razão de tamanho, e outras, não (Hopf *et al.*, 1993).
9. Finalmente, não devemos perder de vista o fato de que a organização de comunidades em estudos de campo é quase certamente influenciada por mais de um tipo de interação populacional; por exemplo, os casos dos peixes-palhaço (ver Seção 19.2.3.1) e fungos ectomicorrízicos (ver Seção 19.2.3.2) envolvem mutualismos, assim como competição, e os mantídeos na Seção 19.2.3.3 eram tanto competidores quanto predadores um do outro. A interação entre predação e competição pode ser particularmente importante, como veremos na Seção 19.4.

19.3 Visões de equilíbrio e de não-equilíbrio na organização de comunidades

Podemos conceber um mundo em que apenas uma espécie de planta (ou herbívoro) possui supremo desempenho ao longo de uma ampla gama de tolerâncias. Neste cenário, a espécie com maior capacidade competitiva (aquela com a maior eficiência em converter recursos em descendentes) deveria levar todas as espécies com menores capacidades competitivas à extinção. A riqueza em espécies que testemunhamos em comunidades reais é uma clara demonstração da falha da evolução em produzir tal espécie suprema. Uma extensão deste argumento competitivo indica que a diversidade pode ser explicada por meio da partição de recursos entre espécies competidoras cujas exigências não se sobrepõem completamente, como discutido em detalhe na Seção 19.2. Entretanto, este argumento baseia-se em duas premissas que nem sempre são válidas.

A primeira premissa é que os organismos estão competindo, o que, por sua vez, segue que os recursos são limitantes. Entretanto, existem muitas situações em que perturbações físicas, tais como temporais em costões rochosos ou ocorrência freqüente de fogo, podem manter as densidades das populações em um nível baixo. Nestes casos, os recursos não são limitantes e, portanto, os indivíduos não competem por recursos. O papel de perturbações físicas e a visão associada de dinâmica de manchas em comunidades foram discutidos no Capítulo 16. De maneira exatamente análoga, a ação de predadores ou parasitos é freqüentemente uma perturbação no percurso "normal" de uma interação competitiva: a mortalidade resultante pode abrir um espaço para colonização de uma maneira que às vezes é indistinguível daquela gerada por uma bateria de ondas em um costão rochoso ou uma tempestade em uma floresta.

A segunda premissa é que, quando a competição está acontecendo e os recursos são limitados, uma espécie inevitavelmente irá excluir a outra. No mundo real, entretanto, onde nenhum ano é exatamente como o outro, e nenhum centímetro quadrado de chão é exatamente igual ao vizinho, o processo de exclusão competitiva pode não prosseguir em direção ao seu monótono fim. Qualquer força que continuamente mude a direção no mínimo atrasa, e pode mesmo impedir, o alcance de um equilíbrio ou conclusão estável. Qualquer força que simplesmente interrompa o processo de exclusão competitiva pode impedir extinções e aumentar a riqueza de espécies.

Uma distinção básica, portanto, pode ser feita entre teorias de *equilíbrio* e de *não-equilíbrio*. Uma teoria de equilíbrio, como aquela relacionada à diferenciação de nicho, ajuda-nos a focar a atenção nas propriedades de um sistema em um ponto de equilíbrio – tempo e variação não são preocupações centrais. Uma teoria de não-equilíbrio, por outro lado, trata do comportamento transiente de um sistema fora do ponto de equilíbrio, e especificamente foca atenção no tempo e em variação. Seria inocência, é claro, pensarmos que uma comunidade real tenha um ponto de equilíbrio precisamente definido. É errado associar esta visão aos pesquisadores envolvidos com teorias de equilíbrio. A verdade é que investigadores que focam atenção em pontos de equilíbrio têm em mente que estes são meramente estados aos quais o sistema tende a ser atraído, mas sobre os quais pode haver grandes ou pequenas flutuações. De certa forma, portanto, o contraste entre teorias de equilíbrio e de não-equilíbrio é uma questão de grau. Entretanto, esta diferença de foco é instrutiva em revelar o importante papel da heterogeneidade temporal em comunidades.

Conseqüentemente, predadores e parasitos, assim como perturbações físicas, podem interromper o processo de exclusão competitiva, influenciar profundamente o resultado do processo competitivo e impor sua própria ordem na organização de comunidades. Predação e parasitismo podem também afetar a estrutura de comunidades por meio do processo de "competição aparente" (ver Seção 8.6), em que uma ou mais espécies de presas ou hospedeiras sofrem a ação de predadores ou parasitos que são sustentados pela presença de outras espécies de presas ou hospedeiras. Abordaremos o assunto de predação e parasitismo nas próximas duas seções.

19.4 A influência da predação na estrutura de comunidades

19.4.1 Efeitos de pastadores

Aparadores de campos são predadores relativamente não-seletivos capazes de manter vegetações campestres rentes ao solo. Darwin (1859) foi o primeiro a mencionar que a aparação de campos poderia manter uma riqueza em espécies superior àquela observada em sua ausência. Ele escreveu que:

> Se turfeiras que sempre são aparadas, e o caso seria o mesmo com turfeiras fortemente pastejadas por quadrúpedes, fossem deixadas crescer, as plantas mais vigorosas desenvolveriam-se plenamente, e gradualmente matariam as menos vigorosas; das 20 espécies crescendo em uma pequena parcela de turfeiras aparadas (3 por 4 pés*) nove desapareceriam caso as outras fossem deixadas crescer livremente.

Os animais pastadores geralmente são mais seletivos do que os aparadores, e isto é claramente demonstrado pela ocorrência, na vizinhança de tocas de coelhos (*Oryctolagus cuniculus*), de plantas que por razões químicas ou físicas não são aceitas por esses animais (incluindo a letalmente venenosa beladona [*Atropa belladonna*] e a urtiga [*Urtica dioica*]). Apesar disso, muitos pastadores parecem ter em geral um efeito similar ao dos aparadores. Portanto, em um experimento, o pastejo por bois (*Bos taurus*) e zebus (*Bos taurus indicus*), em pastagens nativas em uma região montanhosa da Etiópia, foi manipulado de tal forma a ter um controle sem-pastejo e quatro tratamentos com diferentes intensidades de pastejo (diversas réplicas de cada), em dois sítios. A Figura 19.14 mostra como o número médio de espécies de plantas variou nos sítios em outubro, o período quando a produtividade das plantas estava em seu ápice (Mwendera *et al.*, 1997). Significativamente mais espécies ocorreram em níveis intermediários de pastejo do que naqueles em que não houve pastejo ou naqueles em que o pastejo foi mais intenso ($P < 0,05$). Nas parcelas sem pastejo, diversas espécies altamente competitivas, incluindo o capim *Bothriochloa insculpta*, foram responsáveis pela cobertura de 75-90% do solo. Em níveis intermediários de pastejo, entretanto, o gado aparentemente controlou os capins mais agressivos e competitivamente dominantes, possibilitando a persistência de um número maior de espécies de plantas. Porém, em intensidades muito altas de pastejo, o número de espécies foi reduzido, já que o gado foi forçado a mudar o intenso pastejo sobre as espécies preferidas para espécies menos preferidas, levando algumas delas à extinção. Onde a pressão de pastejo foi particularmente intensa, espécies tolerantes ao pastejo, como *Cynodon dactylon*, tornaram-se dominantes.

A composição de comunidades de plantas em diferentes regimes de pastejo claramente depende de diversas características das espécies. Primeiro, podemos esperar que espécies competitivamente superiores dominem o sistema na ausência de pastejo. Um exemplo particularmente espantoso foi dado por Paine (2002), que mostrou que a exclusão de macro-herbívoros (ouriços-do-mar, quítons e lapas**) de um costão rochoso na zona entre-marés na América do Norte causou o colapso de uma comunidade composta por várias espécies de algas macroscópicas (*kelps*) para uma monocultura de *Alaria marginata*; esta foi 10 vezes mais produtiva do que sua equivalente pastejada (86,0 *versus* 8,6 kg peso úmido m^{-2} ano^{-1}). Segundo, vimos que espécies de plantas com características físicas ou químicas contra pastadores provavelmente serão mais fortemente representadas em locais com pastejo. Bullock e colaboradores (2001) também notaram que, enquanto certos capins dominantes diminuíram em importância em respostas ao pastejo por ovelhas, a maioria das espécies de dicotiledôneas aumentaram em abundância, pelo menos em certas épocas do ano. Adicionalmente, o pastejo no verão produziu um aumento na representação de espécies de plantas mais capazes de colonizar clareiras.

Quando a predação promove a coexistência de espécies entre as quais poderia haver, na ausência de predação, exclusão competitiva (devido à redução de densidades de algumas ou de todas as espécies a níveis nos quais a competição é relativamente não-importante), isto é geralmente conhecido como *coexistência mediada por consumo*. Muitos exemplos deste fenômeno têm sido registrados, tal como aquele na Figura 19.14, embora a

FIGURA 19.14 Médias de riqueza em espécies vegetais de pastagens em parcelas sujeitas a diferentes níveis de pastejo por gado em dois sítios em região montanhosa da Etiópia, em outubro. 0 = sem pastejo; 1 = pastejo leve; 2 = pastejo moderado; 3 = pastejo intenso; 4 = pastejo muito intenso (estimado de acordo com a lotação de gado) (segundo Mwendera *et al.*, 1997).

* N. de T. Pé corresponde a 0,3048 metro.

** N. de T. Também conhecidas popularmente por chapeuzinho-chinês.

FIGURA 19.15 (a-c) Riqueza em espécies sob pressões contrastantes de pastejo (baixa ou alta) em ecossistemas não-enriquecidos ou pobres em nutrientes. As diferentes linhas indicam resultados de diferentes estudos (aquáticos e terrestres) e estão apresentadas em três diagramas simplesmente por claridade. (d-g) Riqueza em espécies sob pressões contrastantes de pastejo (baixa, intermediária ou alta) em vários ecossistemas enriquecidos ou ricos em nutrientes (segundo Proulx e Mazumder, 1998).

coexistência mediada por pastejo esteja longe de ser universal. Proulx e Mazumder (1998) fizeram uma metanálise de 44 trabalhos sobre os efeitos de pastejo sobre a riqueza em espécies de plantas em ecossistemas lênticos (lagos), lóticos (riachos), marinhos, campestres e florestais. Os autores concluíram que o resultado foi fortemente dependente da situação em que o estudo foi feito, se em falta ou abundância de nutrientes. Todos os 19 estudos feitos em ecossistemas não-enriquecidos ou pobres em nutrientes exibiram significativamente menor riqueza em espécies quando sob alta intensidade de pastejo do que quando sob baixa intensidade de pastejo (Figura 19.15a-c). Em contraste, 14 das 25 comparações de ecossistemas enriquecidos ou ricos em nutrientes mostraram significativamente maior riqueza em espécies sob alta intensidade de pastejo (indicando coexistência mediada por pastejo) (Figura 19.15d-g). Nove dos 11 estudos remanescentes em que havia abundância de nutrientes não mostraram diferenças em relação ao regime de pastejo, e dois mostraram declínio na riqueza de espécies. A ausência de coexistência mediada por pastadores em situações não-produtivas pode refletir o pobre potencial de crescimento das espécies menos competitivas que, em circunstâncias com abundância de nutrientes, seriam liberados da dominação competitiva como resultado do pastejo.

Osem e colaboradores (2002) avaliaram os efeitos interativos entre pastejo e produtividade em um estudo de plantas anuais herbáceas no semi-árido Mediterrâneo em Israel. Eles registraram a resposta da comunidade quando protegida do pastejo por ovelhas em quatro situações topográficas adjacentes – encostas sul, encostas norte, topos de morros e vádis (*wadis*, leitos de riachos secos) (Figura 19.16). A produtividade anual acima do solo foi medida anualmente durante quatro anos, no pico da estação, em quatro subparcelas cercadas, por sítio, e típicas de ecossistemas de semi-árido (10-200 g de matéria seca por m^{-2}) com exceção dos vádis (até 700 g de matéria seca por m^{-2}). Os valores medidos foram tidos como representativos da produtividade "potencial" nas parcelas pastejadas adjacentes. O pastejo somente aumentou a riqueza em espécies de plantas nos sítios mais produtivos (vádis) (Figura 19.16d). Nos outros sítios menos produtivos, a riqueza em espécies ou não foi afetada ou diminuiu com o pastejo. Estes resultados são consistentes com aqueles publicados por Proulx e Mazumder (1998) e apóiam a antiga proposta de Huston (1979) de que o pastejo deve afetar a diversidade em direções opostas em ecossistemas pobres ou ricos em nutrientes.

A Figura 19.17a e b mostra a relação entre riqueza em espécies e produtividade potencial individualmente para todas as subparcelas e todos os anos (visto que precipitação e produtividade variaram tanto espacial quanto temporalmente), em locais com e sem pastejo. Sob pastejo, a riqueza em espécies foi positivamente relacionada à produtividade em toda a amplitude estudada. Na ausência de pastadores, entretanto, a relação positiva somente

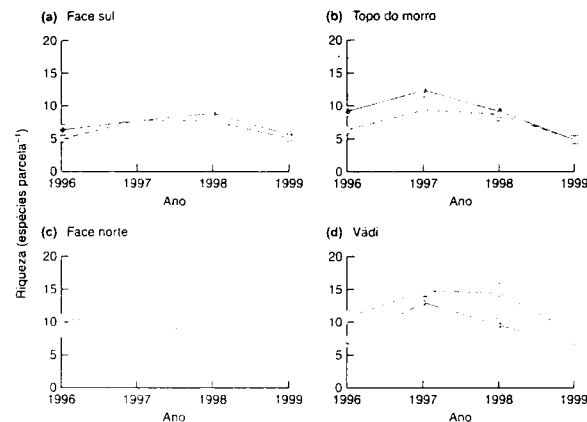



FIGURA 19.16 Riqueza em espécies (em parcelas de 20 x 20 cm) em quatro sítios diferindo em topografia em Israel, em abril: (a) faces voltadas ao sul, (b) faces voltadas ao norte, (c) topos de morros e (d) vádis. • = subparcelas não-pastejadas; ○ = subparcelas pastejadas (segundo Osem *et al.*, 2002).

ocorreu em sítios pouco produtivos. Osem e colaboradores (2002) propuseram a hipótese (Figura 19.17c) que em baixas produtividades o crescimento e a diversidade vegetais são limitados pelos recursos de água e de nutrientes no solo, e em altas produtividades (com suas altas biomassas associadas) a competição é predominantemente pelo recurso luz no dossel. Assim, na amplitude de baixa produtividade, a riqueza ou foi reduzida pelo pastejo ou não foi afetada, provavelmente devido à eliminação de plantas e pisoteio. Nos sítios altamente produtivos de vádi, entretanto, a riqueza em espécies continuou a aumentar com o pastejo, provavelmente devido à redução em competição por luz pela eliminação das plantas palatáveis maiores.

De maneira geral, portanto, a forma pela qual a riqueza em espécies de plantas responde ao pastejo depende parcialmente da intensidade de pastejo, da história evolutiva da comunidade de plantas e, portanto, das características particulares das plantas representadas, e da produtividade primária do ecossistema em questão. Um aumento na riqueza em espécies em resposta ao pastejo deve ser esperado se os pastadores se alimentam preferencialmente das espécies competitivamente dominantes, uma previsão que tem recebido apoio em situações tão diversas quanto pastejo por gado na Etiópia e litorinas (*Littorina littorea*) alimentando-se de algas em poças de maré de costões rochosos (Lubchenco, 1978). Por outro lado, uma redução em riqueza em espécies deve ser esperada se as plantas usadas preferencialmente na alimentação são competitivamente inferiores, como era o caso das litorinas que se alimentavam de algas no substrato emergente no estudo de Lubchenco.

19.4.2 O efeito de carnívoros

A zona entremarés também foi o local do trabalho pioneiro de Paine (1966) a respeito da influência de um carnívoro de topo sobre a estrutura de comunidade. A estrela-do-mar (*Pisaster ochraceus*) preda cracas e mexilhões filtradores sésseis, assim como quítons e gastrópodes pastadores e um pequeno búzio carnívoro. Estas espécies, juntamente com uma esponja e quatro algas macroscópicas, formam associações previsíveis em costões rochosos nas costas do Pacífico na América do Norte. Paine removeu todas as estrelas-do-mar de uma porção do costão rochoso, medindo cerca de 8 m de comprimento por 2 m de profundidade, e continuou a excluí-las durante diversos anos. Em intervalos irregulares, a densidade de invertebrados e a cobertura de algas bentônicas foram avaliadas na área experimental e em um sítio-controle adjacente. Este último permaneceu sem mudanças durante o estudo. A remoção de *P. ochraceus*, entretanto, teve enormes conseqüências. Dentro de alguns meses, a craca *Balanus glandula* estabeleceu-se com sucesso. Posteriormente, o local ocupado pelas cracas passou a ser densamente ocupado por mexilhões (*Mytilus californianus*), estes últimos passando a dominar o local. Com exceção de uma alga, todas as demais desapareceram, aparentemente devido à falta de espaço. Os pastadores tenderam a se deslocar para outros locais, parcialmente devido à limitação de espaço e parcialmente devido à falta de alimento adequado. No final, a remoção da estrela-do-mar levou à redução do número de espécies de 15 para oito. A principal influência da estrela-do-mar parece ser a disponibilização de espaço para espécies subordinadas competitivamente. Ela deixa uma área livre de cracas e, de maior importância, livre dos dominantes mexilhões, que, de outra forma, deslocariam outros invertebrados e algas por meio de competição por espaço. Novamente, existe coexistência mediada por consumidor. Observe que este argumento aplica-se especificamente aos ocupantes primários de espaço, tais como os mexilhões, as cracas e as macroalgas. Em contraste, seria esperado um aumento no número de espécies menos conspícuas associadas às conchas vivas e mortas de mexilhões no leito que se desenvolve após a remoção de *Pisaster* (mais de 300 espécies de animais e plantas ocorrem em leitos de mexilhões; Suchanek, 1992).

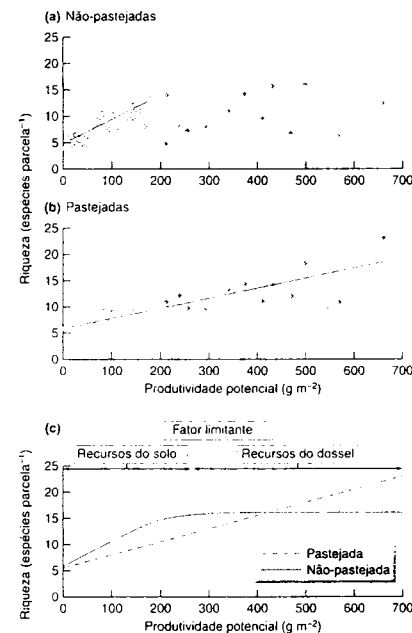



FIGURA 19.17 Relação entre produtividade anual acima do solo (medido em subparcelas não-pastejadas) e riqueza em espécies em subparcelas (a) não-pastejadas e (b) pastejadas. Símbolos abertos representam subparcelas com baixa produtividade (< 200 g matéria seca m^{-2}; topos de morros, faces sul e norte em todos os anos somados com vádi na estação seca de 1999). Símbolos fechados representam subparcelas com alta produtividade (> 200 g matéria seca m^{-2}; sítios de vádi em outros anos que não 1999). (c) Modelo conceitual da relação entre produtividade e riqueza em espécies em regiões semi-áridas do Mediterrâneo com e sem pastejo (segundo Osem *et al.*, 2002)

Experimentos similares àqueles de Paine foram feitos em ambientes mais desafiadores como fendas hidrotermais em profundidades de 2.500 m no leste tropical do Oceano Pacífico (Micheli *et al.*, 2002). Os autores monitoraram a colonização de substratos apropriados para recrutamento (cubos basálticos de 10 cm), com replicações, durante cinco meses, em distâncias crescentes da fenda em três sítios na presença e na ausência (caixas de exclusão) de predadores (peixes e caranguejos). Em termos de redução de presas (particularmente, dois gastrópodes endêmicos às fendas – a lapa [*Lepetodrilus elevatus*] e o caramujo [*Cyathermia naticoides*]), os efeitos de predação foram mais fortes próximos à fenda com maiores produtividades e abundância de invertebrados. A riqueza de espécies, que geralmente diminuiu com a distância da fenda, foi na maioria das vezes reduzida na presença de predadores (mas estatisticamente significativa apenas no sítio Worm Hole – Figura 19.18). A razão para a falta de coexistência mediada por predação é desconhecida.

Focando agora em ecossistemas terrestres, em um estudo de nove ilhas da Escandinávia, corujas anãs (*Glaucidium passerinum*) ocorreram em somente quatro das ilhas. O padrão de ocorrência de três espécies de aves passeriformes do gênero *Parus* mostrou uma marcante relação com a distribuição das corujas (Tabela 19.1). As cinco ilhas sem a coruja predadora foram habitadas por uma única espécie de *Parus*, o chapim-carvão (*Parus ater*). Entretanto, na presença de coruja, o chapim-carvão sempre tinha a companhia de duas espécies maiores, o chapim-do-salgueiro (*P. montanus*) e o chapim-de-crista (*P. cristatus*). Kullberg e Ekman (2000) sugerem que o chapim-carvão, a espécie menor, é superior na competição por exploração de alimentos. As duas espécies maiores, entretanto, possuem uma vantagem por meio de interferência competitiva em sítios de forrageio próximos a troncos de árvores, onde eles estão mais seguros em relação a predadores; em outras palavras, as espécies maiores são menos afetadas por predação da coruja do que o chapim-carvão. Isto sugere que as corujas, reduzindo a dominância competitiva do chapim-carvão, possam ser responsáveis pela coexistência mediada por predação.

Entretanto, um aumento em riqueza em espécies por meio de predação com certeza não é universal em ecossistemas terrestres. Spiller e Schoener (1998) revisaram diversos estudos envolvendo aves

TABELA 19.1 Área, distância do continente e ocorrência de pares de corujas anãs e três espécies de chapim (segundo Kullberg e Ekman, 2000).

Ilha	*Área (km²)*	*Distância do continente (km)*	*Coruja anã*	*Chapim-carvão*	*Chapim do salgueiro*	*Chapim de crista*
Åland	970	50	+	+	+	+
Ösel	3.000	15	+	+	+	+
Dragö	989	10	+	+	+	+
Karlö	200	7	+	+	+	+
Gotland	3.140	85		+		
Öland	1.345	4		+		
Bornholm	587	35		+		
Hanö	2,2	4		+		
Visingsö	30	6				

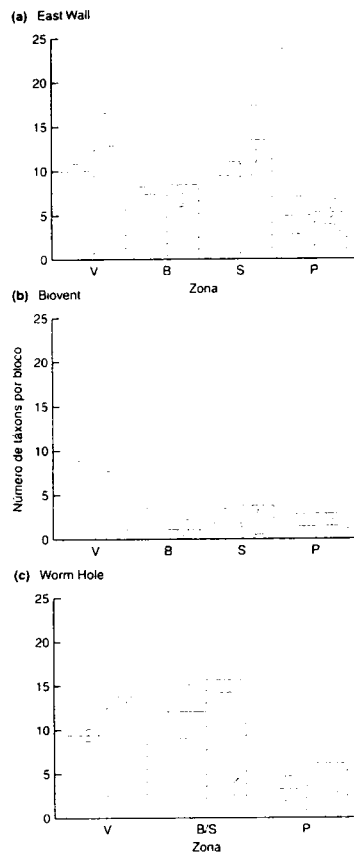
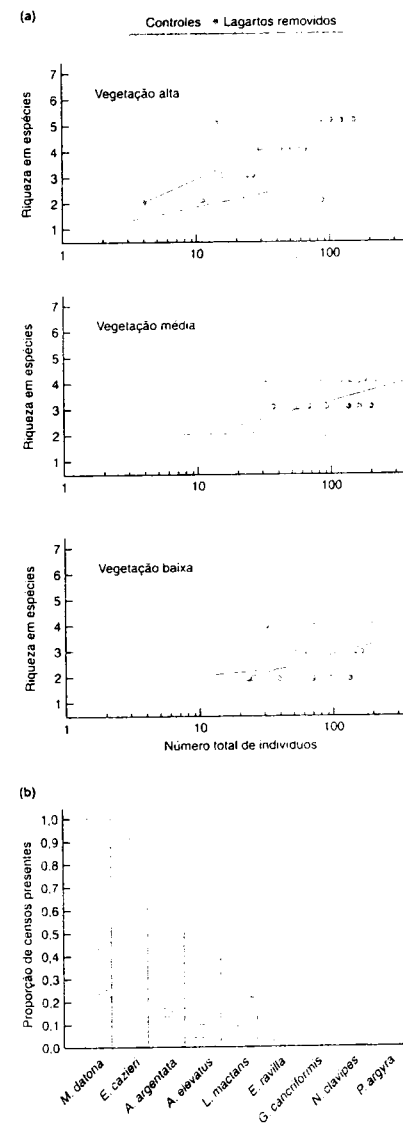



FIGURA 19.18 Padrões de riqueza em espécies de invertebrados (vermes da ordem Vestimentifera (classe Pogonophora), vermes da classe Polychaeta, gastrópodes, bivalves e crustáceos) em substratos artificiais após cinco meses em três sítios sujeitos a dois tratamentos experimentais: (a) East Wall, (b) Biovent e (c) Worm Hole. Resultados de quatro zonas cujos limites são baseados em temperatura da água e invertebrados bentônicos dominantes (em distâncias crescentes da fenda hidrotermal: Vestimentifera [V], bivalve [B], filtradores de material em suspensão [S] e periferia [P]). As duas zonas intermediárias foram combinadas no sítio Worm Hole. Tratamentos experimentais: = sem exclusão; = com exclusão de predadores móveis – peixes e caranguejos (segundo Micheli *et al.*, 2002).

que predam gafanhotos, roedores que predam besouros carabídeos e lagartos que predam aranhas e concluíram que estes predadores geralmente ou reduzem a riqueza de presas ou não as afeta. Em seu próprio estudo nas Bahamas, eles fizeram censos das populações de aranhas em intervalos de dois meses durante 4,5 anos em áreas cercadas (com três réplicas) contendo ou não lagartos. A riqueza em espécies foi extraordinariamente aumentada pela exclusão dos lagartos (principalmente *Anolis sagrei*) em níveis altos e intermediários na vegetação (Figura 19.19a). Os lagartos predavam preferencialmente espécies raras de aranhas (Figura 19.19b), resultando no aumento de dominância da já abundante *Metaperia datona*, uma espécie cuja relativa invulnerabilidade à predação é provavelmente devida a seu tamanho reduzido e o hábito de viver em refúgios suspensos, em vez de ficar no meio da teia.

Como era o caso com os pastadores, a maneira pela qual a riqueza em espécies de presas responde à predação sem dúvida depende parcialmente da intensidade de predação, parcialmente da produtividade dos ecossistemas e parcialmente das características particulares das espécies de presas. Novamente, vemos um aumento na riqueza em espécies de presas, quando o carnívoro preda preferencialmente a presa competitivamente dominante (estrela-do-mar que se alimentava de mexilhões, corujas anãs que se alimentavam de chapim-carvão), e um decréscimo, quando as presas preferidas são competidores inferiores (lagartos se alimentando de aranhas).

Uma outra razão para os efeitos contrastantes de consumidores sobre níveis tróficos inferiores refere-se ao comportamento de seleção de presas. Essa seleção nunca é simplesmente o consumo de presas potenciais de uma comunidade até a extinção, passando então a predar uma outra presa. A seleção é modulada pelo tempo ou energia gasta na procura da presa preferida (ver o Capítulo 9). Adicionalmente, muitas espécies possuem uma dieta mista. Entretanto, algumas espécies trocam rapidamente uma espécie de presa por outra, consumindo desproporcionalmente mais do tipo mais comum entre as presas aceitáveis. Em teoria, tal comportamento poderia levar à coexistência de um grande número de espécies relativamente raras (uma coexistência mediada por consumo do tipo dependente de freqüência). Neste contexto, existe evidência de que a predação de sementes de árvores tropicais é freqüentemente mais intensa onde as sementes estão em maior densidade (abaixo e próximo ao adulto que as produziram) (Connell, 1979); as larvas herbívoras da borboleta *Battus philenor* procuram por imagens de formato de folha das duas espécies de plantas hospedeiras quando estão forrageando e se concentram naquela que for mais comum (Rausher, 1978); o peixe zooplanctívoro de água doce *Rutilus rutilus* troca sua presa preferida, dáfnias planctônicas, por dáfnias associadas ao sedimento, quando a densidade da primeira cai para cerca de 40 por litro (Townsend *et al.*, 1986); peixes piscívoros coralinos (*Cephalopholis boenak* e *Pseudochromis fuscus*) concentram-se sobre o abundante peixe cardinal (principalmente *Apogon fragilis*) quando estes estão presentes, deixando os jovens de muitas outras espécies de peixes relativamente intocados (Webster e Almany, 2002). Entretanto, tal

seleção dependente de freqüência não é uma regra geral e pode não ser comum. Por alguma razão, algumas espécies são tão especializadas que a troca de dieta não é uma opção – pandas gigantes são especializados em brotos de bambus e a especialização em dieta é igualmente extrema em muitos insetos fitófagos. Em outros casos, um predador pode ser sustentado por um tipo de presa enquanto extermina outras. Isto tem sido sugerido para a serpente *Boiga irregularis* introduzida na pequena ilha de Guam, meio caminho entre o Japão e a Nova Guiné. Coincidente com sua chegada no início da década de 1950 e sua subseqüente dispersão pela ilha, a maioria das 18 espécies nativas de aves declinaram acentuadamente, e sete estão agora extintas. Savidge (1987) sugere que, por incluir pequenos e abundantes lagartos em sua dieta, *B. irregularis* pôde manter altas densidades, o que acarretou no extermínio das espécies mais vulneráveis de aves.

A incidência de um parasito, assim como outro tipo de consumidor, pode determinar se uma espécie hospedeira ocorre ou não em uma determinada área. Assim, a extinção de cerca de 50% da fauna endêmica de aves em ilhas do Havaí tem sido atribuída em parte à introdução de patógenos de aves, tais como malária e varíola das aves (van Riper *et al.*, 1986); mudanças na distribuição do alce norte-americano (*Alces alces*) têm sido associadas ao nematóide parasita *Pneumostrongylus tenuis* (Anderson, 1981). Provavelmente a maior disrupção de estrutura de comunidades por um parasito foi a destruição da castanheira (*Castanea dentata*) em florestas norte-americanas, onde ela era dominante em grandes áreas até a introdução do fungo patógeno *Endothia parasitica*, provavelmente da China.

Assim como pastadores e carnívoros, parasitos também podem causar efeitos sutis. Em muitos riachos de Michigan, EUA, larvas do tricóptero herbívoro *Glossosoma nigrior* possuem um papel-chave na comunidade, pois, por meio de seu forrageio, mantêm a quantidade de algas em baixos níveis, com conseqüências negativas para a maioria dos outros herbívoros no riacho (Kohler, 1992). *G. nigrior* é sujeito a surtos esporádicos de um microesporídeo microparasito altamente específico, *Cougourdella*, que resulta em reduções

FIGURA 19.19 (a) Riqueza em espécies de aranhas em relação ao total de indivíduos (todos os censos) na presença e na ausência de lagartos em três alturas da vegetação. Para um dado número de indivíduos, cercados sem lagartos ( ) continham um número maior de espécies de aranhas do que cercados com lagartos ( ), exceto em vegetação baixa. (b) Proporção média dos censos em que cada aranha tecedora de teia foi registrada por cercado na presença ( ) e na ausência ( ) de lagartos. Barras de erros indicam ± DP (segundo Spiller e Schoener, 1998).

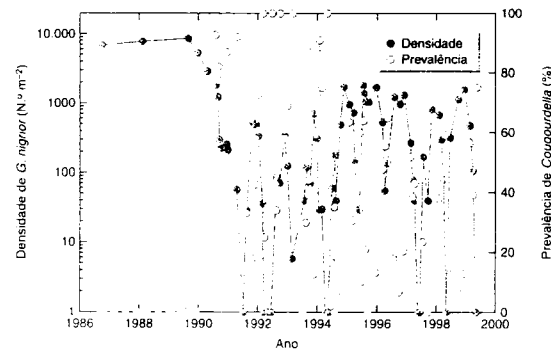



FIGURA 19.20 Densidade de *Glossosoma nigrior* no riacho Seven Mile, Michigan, e a porcentagem da população infectada (prevalência) por *Cougourdella* (segundo Kohler, 1992).

drásticas da densidade de *G. nigrior* em todo o riacho, podendo ser mantido assim durante anos. No riacho Seven Mile, por exemplo, a densidade média de *G. nigrior* foi de 6.285 por m^2 nas 10 gerações anteriores à epidemia causada pelo parasito em 1990, passando na década seguinte a ter densidades médias de 164 por m^2 (Figura 19.20). O declínio de *G. nigrior* levou ao aumento em abundância de seu recurso alimentar (Figura 19.21a). Como conseqüência, diversos herbívoros (19.21b-d), incluindo uma espécie previamente ausente ou extremamente rara (Figura 19.21e), tornaram-se mais abundantes após o declínio de *G. nigrior* causado pelo parasito. Portanto, por reduzir a abundância do herbívoro competitivamente dominante, o parasito aumentou a eqüitabilidade entre os herbívoros (um componente da diversidade de espécies) e pode ter sido responsável pelo aumento em riqueza de espécies. Este exemplo, portanto, tem o carimbo da coexistência mediada por parasito. O parasito também foi responsável por efeitos adicionais – o aumento na abundância de algas aparentemente resultou em mais partículas de matéria orgânica morta fina (por meio do desprendimento de células de algas), que, por sua vez, causou um aumento na densidade de filtradores (Figura 19.21f). Adicionalmente, houve o aumento de espécies de herbívoros vulneráveis (*G. nigrior* é relativamente invulnerável à predadores), que como conseqüência causou o aumento da densidade de tricópteros (*Rhyacophila manistee*) e plecópteros (*Paragnetina media*) predadores (Figura 19.21g).

Em ecossistemas terrestres, exemplos de coexistência mediada por parasitos também são evidentes. Por exemplo, o parasito causador da malária *Plasmodium azurophilum* infecta duas espécies de lagartos *Anolis* nas Ilhas Saint Martin no Caribe. Um dos lagartos, tido como competitivamente dominante, é bem-distribuído pela ilha, e o outro somente é encontrado em uma área limitada. Schall (1992) mostrou que o competidor superior era muito mais suscetível à infecção pelo parasito e, interessantemente, as duas espécies somente coexistiam onde o parasito estava presente. Mais uma vez, entretanto, isto está longe de ser um padrão universal. Por exemplo, o esquilo cinza invasor (*Sciurus carolensis*) está deslocando o esquilo vermelho residente (*S. vulgaris*) de boa parte de sua área de distribuição na Grã-Bretanha. Pelo menos parte da razão parece ser o fato de o esquilo invasor ter trazido consigo o vírus *parapox*, que causa poucos efeitos no esquilo cinza, mas que possui pronunciados efeitos negativos na saúde do esquilo vermelho nativo (Tompkins *et al.*, 2003).

Parasitos de prole (ver Seção 12.2.3), como o molotros-de-cabeça-castanha (*Molothrus ater*) também deveriam afetar a composição ou riqueza das comunidades em que atuam. De Groot e Smith (2001) aproveitaram um programa de redução de molotros em florestas de pinheiro (*Pinus banksiana*) em Michigan (com o objetivo de proteger uma espécie hospedeira dos molotros, *Dendroica kirtlandii*, ave canora ameaçada de extinção), para investigar se a comunidade de aves canoras como um todo havia sido afetada pela redução dos parasitos de proles. Os resultados não mostraram evidências para a coexistência mediada por parasitos, nem mesmo mudanças na composição da comunidade ou um aumento na representação de espécies de aves canoras não-adequadas como hospedeiras para os molotros.

Parasitos podem às vezes influenciar a composição da comunidade não por alterar o resultado de interações competitivas, mas pelo impacto sobre uma espécie importante na comunidade, por exemplo, uma espécie engenheira (*sensu* Jones *et al.*, 1994, 1997). Os estágios juvenis do trematódeo *Curtuteria australis* encistam nos pés de amêijoas (*Austrovenus stutchburyi*), comprometendo as atividades de escavação de túneis das amêijoas. Isto resulta em amêijoas fortemente infectadas permanecendo imóveis na superfície do sedimento, onde são facilmente predadas por ostreiros, o hospedeiro definitivo

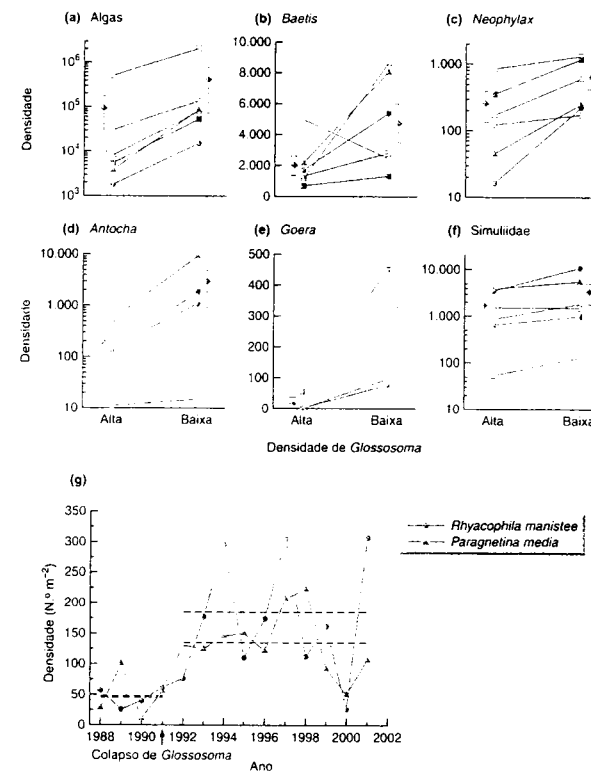



FIGURA 19.21 Densidades médias de (a) algas aderidas a substrato (células cm^{-2}), (b-e) insetos herbívoros (número m^{-2}) e (f) filtradores (número m^{-2}), em relação à densidade de *Glossosoma nigrior* (alta, antes do surto do parasito; baixa, durante o surto do parasita) em seis riachos. Linhas conectam dados referentes a cada um dos seis riachos; pontos com barras de erros (± 1 EP) indicam médias gerais. (g) Densidade de predadores antes e após a redução da densidade de *G. nigrior* causada pelo parasito no riacho Silver (segundo Kohler e Wiley, 1997)

do trematódeo (Thomas e Poulin, 1998; Mouritsen, 2002). Amêijoas, os bivalves dominantes na Nova Zelândia na zona entre-marés onde o substrato é mole, geralmente permanecem enterrados cerca de 2-3 cm abaixo da superfície. Entretanto, em áreas de intenso parasitismo, grandes quantidades ficam parcial ou mesmo totalmente expostas, aumentando a heterogeneidade da superfície e mudando o padrão de circulação de água e sedimentação. Mouritsen e Poulin (2005) manipularam a densidade de amêijoas na superfície de maneira a criar parcelas com 30 ou 100 indivíduos adicionados sobre a superfície e compararam com parcelas-controle onde naturalmente existiam poucos indivíduos na superfície. Após seis meses, nos tratamentos com adição de amêijoas à superfície das parcelas experimentais, houve significativamente mais espécies de macroinvertebrados (poliquetas, moluscos, crustáceos, etc.) e aumentaram as densidades de diversos táxons (Figura 19.22).

19.6 Síntese dos efeitos de predadores e parasitos

1. Predadores seletivos em geral podem aumentar a riqueza em espécies de comunidades se a presa preferida são competidores dominantes e em situações onde a produtividade da comunidade é alta. Parece que existe uma certa correlação entre palatabilidade a predadores e alta taxa de crescimento. Se a produção de defesas químicas e físicas pelas presas requer um sacrifício de recursos usados em crescimento e reprodução, podemos esperar que os competidores dominantes na ausência de predadores (e, portanto, que alocam recursos para competição, em vez de defesa) sofram excessivamente na sua presença. Portanto, predadores seletivos podem freqüentemente causar aumento na riqueza de espécies. Se predadores atuam de maneira dependente de freqüência, então tal efeito deve ser ainda mais forte. Mesmo predadores muito generalistas

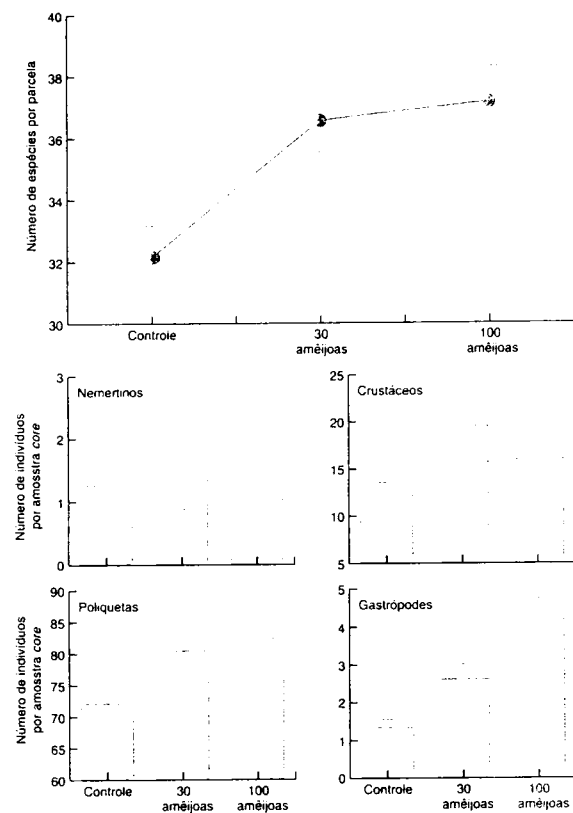



FIGURA 19.22 Manipulação da densidade de amêijoas na superfície do sedimento, mimetizando a variação em níveis de infecção pelo trematódeo *Curtuteria australis*, e seu efeito em comunidades da região entremarés. Média da riqueza em espécies (± 1 EP) de invertebrados da macrofauna por parcela e densidade média de diversos táxons de invertebrados em três tratamentos experimentais (0, 30 e 100 bivalves adicionados a parcelas de 1 m²). Todas as médias são derivadas de cinco amostras-*core* obtidas em cada parcela, com sete parcelas por tratamento (segundo Mouritsen e Poulin, 2005).

podem causar aumento na diversidade da comunidade por meio da promoção de coexistência mediada por consumo. Se presas são atacadas simplesmente na proporção de suas abundâncias, as espécies que assimilam mais recursos e produzem biomassa e prole mais rapidamente (os competidores dominantes) serão as mais abundantes e, portanto, as mais severamente reduzidas por predação. Note, entretanto, que assim como predadores podem aumentar a riqueza em espécies em alguns casos, em outros, eles reduzem a riqueza de espécies, podendo mesmo não possuir qualquer efeito.

2. É mais provável haver associação entre alta riqueza de presas em situações com intensidade intermediária de predação, visto que a predação muito baixa pode não impedir a exclusão de presas competitivamente inferiores, e a predação muito alta pode levar presas preferidas à extinção. (Note, entretanto, que é difícil definir *a priori* o que é "intermediária".)
3. O papel de predadores e parasitos na determinação da estrutura de comunidades pode freqüentemente ser menos importante naquelas onde condições físicas são mais severas, variáveis ou imprevisíveis (Connell, 1975). Em sítios litorâneos abrigados, a predação parece ser uma força dominante na determinação da estrutura de comunidades (Paine, 1966). Mas em comunidades expostas da zona de maré em costões rochosos, onde existe a ação direta de ondas, os predadores parecem ser escassos e ter influência insignificante na sua estrutura (Menge e Sutherland, 1976; Menge *et al.*, 1986). No fundo dos oceanos, fendas hidrotermais constituem uma exceção a estas generalizações, provavelmente devido ao fato de as circunstâncias físicas severas das áreas próximas às fendas também serem altamente produtivas.
4. Os efeitos de animais sobre uma comunidade freqüentemente se estendem além daqueles devidos ao consumo de suas presas. Animais fossoriais ou cavadores de túneis (tais como minhocas, coelhos e porcos-espinho), construtores de montículos (formigas e cupins) e também as amêijoas parasitadas criam perturbações e atuam como espécies engenheiras (por modificarem a estrutura física do ambiente) (Wilby *et al.*, 2001). Suas atividades produzem maior heterogeneidade no local, incluindo sítios para o estabelecimento de novos colonizadores e para a ocorrência de micro-sucessões. Grandes animais pastadores criam mosaicos com manchas ricas em nutrientes provenientes de fezes e urina, que, por sua vez, alteram as abundâncias locais de outras espécies. Mesmo a pegada de uma vaca em um pasto úmido pode mudar o microambiente e promover a colonização de espécies que sem tal perturbação não se estabeleceriam (Harper, 1977). O predador é apenas um dos muitos agentes que perturbam o equilíbrio de comunidades.
5. Carnívoros que também se alimentam em outros níveis tróficos (onívoros) podem particularmente ter amplas conseqüências para a comunidade. Por exemplo, lagostins onívoros de água doce podem influenciar a composição de plantas (que eles consomem), herbívoros e carnívoros (que eles consomem ou com quem competem), e mesmo detritívoros, visto sua extrema onivoria incluir matéria vegetal ou animal morta (Usio e Townsend, 2002, 2004). Adicionalmente, eles podem atuar como espécies engenheiras, deslocando animais e detritos enquanto se movem ou cavam o substrato (Statzner *et al.*, 2000).

19.7 Pluralismo em ecologia de comunidades

comunidades não necessariamente são estruturadas por um único processo biológico

Seria errôneo trocar uma visão monolítica de organização de comunidades (a suprema importância de competição e diferenciação de nicho) por outra (a suprema importância de forças como predação e perturbação que diminuem a influência de competição). Certamente, comunidades estruturadas por competição não são uma regra geral, assim como não são comunidades estruturadas por qualquer outra força individual. A maioria das comunidades provavelmente é organizada por uma mistura de forças – competição, predação, perturbações e recrutamento –, embora suas importâncias relativas possam variar sistematicamente, com competição e predação figurando com maior proeminência em comunidades nas quais níveis de recrutamento são altos (Menge e Sutherland, 1987) e em ambientes menos perturbados (Menge e Sutherland, 1976; Townsend, 1991).

as condições físicas podem [illegible]

Em uma série de experimentos, Wilbur (1987) investigou as interações entre competição, predação e perturbação na ocorrência de quatro espécies de rãs e sapos em pequenos lagos (poças) na América do Norte. Na ausência de predadores, girinos de *Scaphiopus holbrooki* eram competitivamente dominantes, e no extremo oposto, *Hyla chrysoscelis* tinha habilidade de competitiva bastante reduzida (Figura 19.23a). A presença de salamandras predadoras, *Notophthalmus viridescens*, não alterou o total de girinos que chegaram à metamorfose, mas as abundâncias relativas foram alteradas porque *S. holbrooki*, o competidor dominante, foi seletivamente predado (Figura 19.23b). Wilbur também avaliou as comunidades de girinos, na presença e na ausência de predadores, em relação à perda de água para simular uma situação de seca natural (perturbação). A influência de competição foi o retardo em crescimento e postergação da época de metamorfose, criando, assim, o risco de dessecação em poças que estejam secando. *S. holbrooki* tinha o período larval mais curto e isto resultava em uma maior proporção de larvas que chegavam com sucesso à metamorfose nos tratamentos experimentais sujeitos à dessecação e sem predadores. A presença de predadores aliviou o impacto de competição, possibilitando aos girinos sobreviventes de várias espécies crescerem rapidamente e se metamorfosearem antes do secamento da poça.

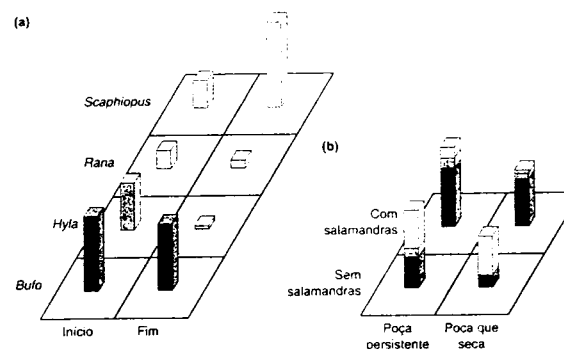



FIGURA 19.23 (a) Abundância relativa de girinos de cada uma das quatro espécies introduzidas com alta densidade em poças (início) e abundância relativa de metamorfos no fim do experimento (final). (b) Número de metamorfos das quatro espécies na ausência e presença de salamandras predadoras, e em poças persistentes ou que secaram durante o período de 100 dias do experimento (segundo Wilbur, 1987; Townsend, 1991a).

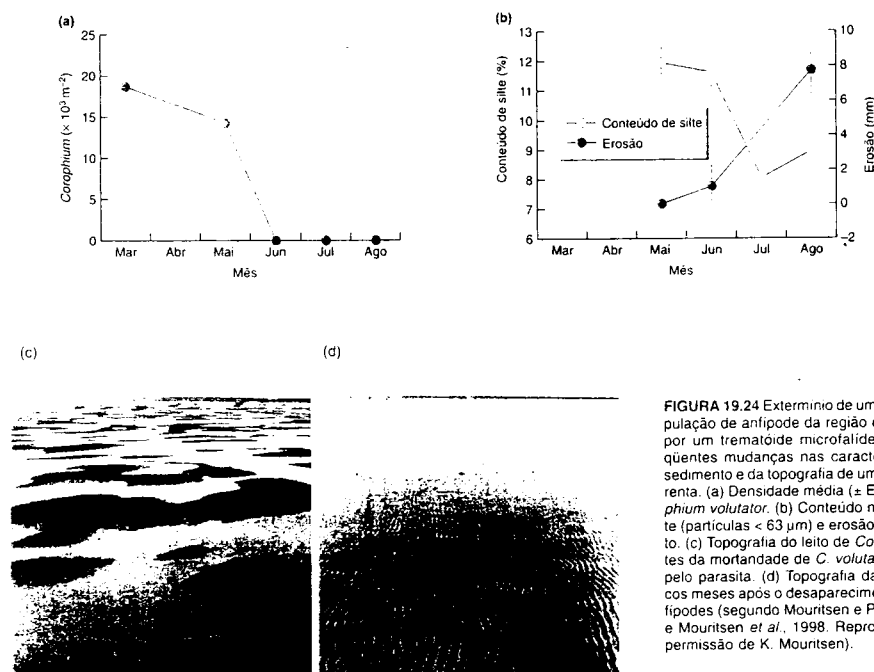



FIGURA 19.24 Extermínio de uma densa população de anfípode da região entre-marés por um trematóide microfalídeo e conseqüentes mudanças nas características do sedimento e da topografia de uma praia barrenta. (a) Densidade média (± EP) de *Corophium volutator*. (b) Conteúdo médio de silte (partículas < 63 μm) e erosão do substrato. (c) Topografia do leito de *Corophium* antes da mortandade de *C. volutator* causada pelo parasita. (d) Topografia da praia poucos meses após o desaparecimento dos anfípodes (segundo Mouritsen e Poulin, 2002, e Mouritsen *et al.*, 1998. Reproduzida com permissão de K. Mouritsen).

As conseqüências de parasitismo também podem ser moderadas por condições físicas. O caramujo da lama *Hydrobia ulvae* e o anfípode *Corophium volutator* dominam a comunidade de macroinvertebrados bentônicos em praias barrentas no Mar Danish Wadden. Essas duas espécies servem como primeiro e segundo hospedeiro intermediário, respectivamente, para trematódeos microfalídeos, tendo como hospedeiro definitivo os maçaricos (*Calidris* spp.). Os ovos dos trematóides são expelidos nas fezes e são acidentalmente ingeridas pelos caramujos detritívoros. A larva do parasito eclode e se reproduz dentro do caramujo, liberando na água diariamente grandes quantidades de cercárias natantes que em seguida procuram anfípodes. Como conseqüência de a liberação das cercárias dos caramujos ser temperatura-dependente, o parasito causa mortalidade dependente de intensidade nos anfípodes hospedeiros, que crescem rapidamente com aumentos de temperatura (Mouritsen e Jensen, 1997). Densidades de *C. volutator* em geral aumentam rapidamente durante a primavera e o verão, chegando freqüentemente a valores acima de 80.000 indivíduos por m² no início do outono (Mouritsen *et al.*, 1997). Uma vez que esses anfípodes constroem tocas permanentes em forma de U, que estabilizam o substrato, e também devido à sua distribuição em mancha (agregada), praias barrentas dominadas por *Corophium* possuem uma característica topografia com um mosaico de platôs elevados (manchas com alta densidade) e depressões (manchas com baixa densidade) (Mouritsen *et al.*, 1998). Neste estado, o leito dominado por *Corophium* é bastante estável durante fortes tempestades que chegam à praia. Entretanto, durante a primavera de 1990, as temperaturas foram muito altas, resultando em uma alta prevalência de infecções por microfalídeos nas populações de caramujos, ocasionando uma liberação massiva de cercárias dos caramujos e, dentro de cinco semanas, o completo colapso das populações de anfípodes (Figura 19.24a) (Jensen e Mouritsen, 1992). Com o colapso dos anfípodes, que estabilizavam o sedimento, os platôs dominados por *Corophium* (que cobriam cerca de 80 ha) ficaram sujeitos à intensa erosão (Figura 19.24b). A característica topografia de praias barrentas com o passar do tempo desapareceu (Figura 19.24c, d), causando drásticas mudanças para muitos outros macroinvertebrados, tais como nemertinos, poliquetas, gastrópodes, bivalves e crustáceos.

Iniciamos este capítulo notando a diversidade de modos pelos quais uma única espécie pode afetar comunidades e ecossistemas. Seria errôneo

finalizarmos com a impressão de que competição, predação e parasitismo são as principais interações populacionais que determinam a organização de comunidades. Facilitação também é bastante significativa, embora, assim como discutido para outras interações, sua importância varie de acordo com as condições físicas. Assim, a presença de um dossel da alga marinha *Ascophyllum nodosum* em seu limite de distribuição superior na região entre-marés em comunidades do Golfo de Maine diminui a temperatura máxima diária do substrato rochoso em 5-10°C e as perdas por evaporação por uma ordem de grandeza, com efeitos positivos para o recrutamento, o crescimento e a sobrevivência de diversos organismos bentônicos (Bertness *et al.*, 1999). De fato, cerca de metade das interações populacionais registradas nesta comunidade foram positivas (facilitação). Por outro lado, no limite inferior de distribuição de *A. nodosum*, esta não torna as condições físicas mais amenas (elas não são tão severas nas porções inferiores da região entre-marés). Nesta região, o dossel da alga acaba por prover excelentes condições para herbívoros e carnívoros, tornando a pressão dos consumidores bastante severa.

Interações positivas entre espécies de plantas terrícolas também foram demonstradas em muitas comunidades (Wilson e Agnew, 1992; Jones *et al.*, 1994). As plantas às vezes se beneficiam de suas vizinhas por terem menor probabilidade de serem consumidas por herbívoros. Assim, Callaway e colaboradores (2000) examinaram o papel de duas plantas competitivamente dominantes e impalatáveis, o cardo *Cirsium obvalatum* com suas defesas físicas e *Veratrum lobelianum* com suas defesas químicas. Ambas são invasoras em campos na região central do Cáucaso na República da Geórgia. Entre as espécies do estudo, 44% (15/34) eram raras (< 1,0% de cobertura) em campos abertos, mas ocorreram com significativamente maior cobertura sob *C. obvalatum* e *V. lobelianum* (isto é, dentro de parcelas medindo 60 x 60 cm contendo uma das espécies impalatáveis). Oito espécies só foram encontradas sob as espécies impalatáveis, e as comunidades associadas a elas tinham 78-128% mais espécies em flores ou frutos que nos sítios de campos abertos. Aparentemente, espécies palatáveis podem evitar serem consumidas e, portanto, crescer e se reproduzir melhor, se estiverem associadas a uma vizinha impalatável.

Finalizando, vimos que os efeitos de predadores e parasitos não são restritos à suas presas/hospedeiros ou ainda aos seus competidores, ou aos competidores de suas presas. Às vezes, os efeitos se propagam para além de um único, ou adjacente, nível trófico e acabam por se espalhar por toda a teia alimentar. Este era o caso, por exemplo, da estrela-do-mar (ver Seção 19.4.2), das larvas de tricópteros parasitados (ver Seção 19.5) e da lagostim onívoro (ver Seção 19.6). Nos deteremos na complexidade de teias alimentares como um todo no próximo capítulo.

Resumo

Espécies individuais podem influenciar a composição de comunidades inteiras de diversas formas. Neste capítulo, focamos nas formas pelas quais competição, predação e parasitismo podem moldar comunidades.

A visão de que a competição interespecífica possui um papel central e poderoso na moldagem de comunidades foi inicialmente encorajada pelo princípio de exclusão competitiva, que implica um limite de similaridade entre espécies competidoras e, portanto, um limite de espécies que podem coexistir em uma dada comunidade até a saturação do espaço de nicho. É consenso que a competição às vezes afeta a estrutura de comunidades, embora também seja consenso o fato de a competição nem sempre possuir um papel fundamental. Portanto, outros fatores podem impedir a exclusão competitiva, seja pela redução de densidades ou pela reversão, periódica, da superioridade competitiva. Ainda, mesmo quando a competição é intensa, as espécies podem coexistir caso possuam distribuições agregadas, com cada espécie distribuída de forma independente das outras.

Evidências de estudos de comunidades envolvendo diferenciação de nicho no espaço e no tempo, em termos de uso de recursos importantes, são consistentes com o papel de competição na determinação da composição de comunidades. Entretanto, a mera documentação de diferenças entre espécies é insuficiente. A abordagem de estudo tem sido a construção de modelos nulos de comunidades que possuam algumas características de suas equivalentes reais (em termos de dieta, morfologia bucal ou distribuição das espécies coexistentes), mas que sejam montadas ao acaso, excluindo as conseqüências da competição. Comparações entre padrões previstos e observados algumas vezes têm dado suporte ao papel de competição, embora isto não seja uma regra em todos os casos.

Animais pastadores às vezes favorecem o aumento de riqueza em espécies de plantas (coexistência mediada por consumidor) por interromperem o processo de exclusão competitiva, impondo, portanto, sua própria ordem na composição de espécies. A coexistência de plantas mediada por pastadores é mais comum em situações ricas em nutrientes e nas quais as plantas consumidas preferencialmente são superiores competitivamente às plantas menos consumidas.

Animais carnívoros podem, de maneira semelhante, aumentar a riqueza em espécies de presas. Isto tem sido registrado para invertebrados em costões rochosos e comunidades de aves florestais, embora não para comunidades em fendas hidrotermais no fundo de oceanos ou estudos em ambientes terrestres envolvendo insetos e aranhas. O resultado final de predação em termos de riqueza em espécies depende, novamente, de diversos fatores, incluindo o padrão de preferência alimentar e as habilidades relativas das presas em termos de competição.

A incidência de um parasito, assim como em outros casos de consumo, pode determinar a presença ou não de uma espécie hospedeira em uma área; parasitos podem causar também efeitos pouco perceptíveis, influenciando espécies que interagem fortemente com outras ou ainda espécies engenheiras, seja em comunidades terrestres, de água doce ou marinhas. Os parasitos algumas vezes são responsáveis por coexistência medida por consumo.

As comunidades não são necessariamente estruturadas por um único processo biológico, e o papel de consumidores na moldagem da estrutura de comunidades pode depender das condições abióticas. Efeitos biológicos podem freqüentemente ser menos significativos em comunidades em que as condições físicas são severas, variáveis ou imprevisíveis.

Capítulo 20
Teias Alimentares

20.1 Introdução

Iniciamos o capítulo anterior considerando as maneiras pelas quais as interações entre as populações podem moldar as comunidades. A nossa atenção concentrou-se nas interações entre espécies que ocupam o mesmo nível trófico (competição interespecífica) ou entre membros de níveis tróficos adjacentes. No entanto, ficou claro que a estrutura das comunidades não pode ser compreendida somente em termos de interações diretas entre espécies. Quando os competidores exploram recursos vivos, a interação entre eles envolve necessariamente espécies adicionais – aquelas cujos indivíduos estão sendo consumidos – e um efeito recorrente da predação é o de alterar o *status* competitivo da espécie-presa, levando à persistência de espécies que seriam excluídas competitivamente (coexistência mediada pelo consumidor).

De fato, a influência de uma espécie freqüentemente se ramifica ainda mais. Os efeitos de um carnívoro sobre sua presa herbívora podem também ser sentidos por qualquer população vegetal que seja consumida pelo herbívoro, por outros predadores e parasitos do herbívoro, por outros consumidores da planta, pelos competidores do herbívoro e da planta e pela infinidade de espécies conectadas mesmo que remotamente na teia alimentar. Este capítulo trata das teias alimentares. Em essência, mudamos o enfoque para sistemas geralmente com pelo menos três níveis tróficos e "muitas" (no mínimo, mais do que duas) espécies.

O estudo das teias alimentares situa-se na interface da ecologia de comunidades e de ecossistemas. Assim, enfocaremos a dinâmica de populações de espécies que interagem na comunidade (espécies presentes, conexões entre elas na teia e forças de interação) e as conseqüências dessas interações das espécies para os processos do ecossistema, tais como a produtividade e o fluxo de nutrientes.

Primeiramente, consideraremos os efeitos incidentais – repercussões de longo alcance na teia alimentar – quando uma espécie afeta a abundância de outra (Seção 20.2). Examinaremos os efeitos indiretos, "inesperados", em geral (Seção 20.2.1), e, depois, especificamente os efeitos de "cascatas tróficas" (Seções 20.2.3 e 20.2.4). Esta abordagem leva naturalmente à pergunta de como o controle das teias alimentares ocorre, se é "de cima para baixo" (a abundância, a biomassa ou a diversidade dos níveis tróficos inferiores dependem dos efeitos dos consumidores, como em uma cascata trófica) ou "de baixo para cima" (a estrutura da comunidade de fatores que atuam a partir de níveis tróficos inferiores, como a concentração de nutrientes e a disponibilidade de presas) (Seção 20.2.5). Após, dedicaremos especial atenção às propriedades e aos efeitos de espécies-chave – aquelas com conseqüências particularmente profundas e de longo alcance em outro lugar da teia alimentar (Seção 20.2.6).

Em segundo lugar, consideraremos as inter-relações entre estrutura e estabilidade da teia alimentar (Seções 20.3 e 20.4). Os ecólogos estão interessados na estabilidade da comunidade por duas razões. A primeira tem um caráter prático – e premente. A estabilidade de uma comunidade mede sua sensibilidade ao distúrbio, e as comunidades naturais e agrícolas estão sendo perturbadas a uma taxa sempre crescente. É essencial conhecer como essas comunidades reagem a tais distúrbios e quais as prováveis respostas no futuro. A segunda razão é menos prática, mas mais fundamental. As comunidades que vemos são, inevitavelmente, aquelas que persistiram. É provável que as comunidades persistentes possuam propriedades que lhes conferem estabilidade. A pergunta básica em ecologia de comunidades é: "Por que as comunidades são como são?". Portanto, parte da resposta provavelmente será: "Porque elas possuem certas propriedades estabilizadoras".

20.2 Efeitos indiretos nas teias alimentares

20.2.1 Efeitos "inesperados"

A remoção de uma espécie (experimentalmente, mediante manejo ou de forma natural) pode ser um poderoso instrumento para revelar o funcionamento de uma teia alimentar. Se uma espécie predadora é removida, espera-se um aumento

na densidade de sua presa. Se uma espécie competidora é removida, espera-se um aumento no êxito daquelas com as quais ela compete. Não é surpreendente que existam muitos exemplos com tais resultados esperados.

Algumas vezes, entretanto, a remoção de uma espécie pode provocar um decréscimo em abundância de um competidor, ou a remoção de um predador pode levar a um decréscimo na abundância da presa. Tais efeitos inesperados surgem quando os efeitos diretos são menos importantes do que aqueles que ocorrem por vias indiretas. Portanto, a remoção de uma espécie pode aumentar a densidade de um competidor, que, por sua vez, causa o declínio de um outro competidor. Ou a remoção de um predador pode aumentar a abundância de uma espécie presa que é competitivamente superior a uma outra, determinando uma diminuição na densidade desta última. Em um levantamento de mais de 100 estudos experimentais sobre predação, mais de 90% demonstraram resultados estatisticamente significativos e, destes, um a cada três mostrou efeitos inesperados (Sih *et al.*, 1985).

Estes efeitos indiretos se sobressaem especialmente quando a remoção inicial é realizada por algum motivo de manejo – seja o controle biológico de uma praga (Cory e Myers, 2000), seja a erradicação de uma espécie invasora exótica (Zavaleta *et al.*, 2001) – já que a intenção deliberada é resolver um problema, não criar outros problemas inesperados.

Por exemplo, existem muitas ilhas onde gatos selvagens que escaparam da domesticação ameaçam de extinção presas nativas, especialmente aves. A resposta "óbvia" é eliminar os gatos (e conservar suas presas na ilha). Porém, um modelo simples desenvolvido por Courchamp e colaboradores (1999) demonstra que nem sempre os programas têm o efeito desejado, especialmente quando ratos também podem colonizar a ilha (Figura 20.1), como acontece freqüentemente. Os ratos ("mesopredadores") tipicamente competem com as aves e são predadores delas. Portanto, a eliminação dos gatos ("superpredadores"), que em geral predam tanto os ratos quanto as aves, provavelmente aumenta (ao invés de diminuir) a ameaça às aves, pois é

(a)

(b)

FIGURA 20.1 (a) Representação esquemática de um modelo de interação, em que um "superpredador" (como um gato) preda "mesopredadores" (como os ratos, para os quais ele mostra preferência) a uma taxa *per capita* de μ_r, e uma presa (como as aves) a uma taxa *per capita* de μ_b; o mesopredador também ataca a presa a uma taxa *per capita* de η_b. Cada espécie também recruta para sua própria população, a taxas líquidas *per capita* de r_c, r_r e r_b. (b) A resposta do modelo com valores realísticos dos parâmetros: com a presença das três espécies, o superpredador mantém o mesopredador sob controle e as três espécies coexistem (à esquerda); mas sem o superpredador, o mesopredador leva a presa à extinção (à direita) (segundo Courchamp *et al.*, 1999).

eliminada a pressão de predação sobre os mesopredadores. Karl e Best (1982), em um estudo na Stewart Island, Nova Zelândia, verificaram que os gatos introduzidos predavam uma espécie ameaçada de papagaio sem vôo potente, o cacapo (*Strigops habroptilus*) (Karl e Best, 1982); porém, apenas o controle dos gatos seria arriscado, pois suas presas preferidas eram três espécies de ratos introduzidos, que, incontrolados, poderiam ser muito mais ameaçadores ao cacapo. De fato, a população de cacapos da Stewart Island foi transferida para ilhas menores ao longo da costa, onde não havia mamíferos predadores exóticos (como os ratos), ou eles foram erradicados.

Outros efeitos indiretos, embora não verdadeiramente "inesperados", ocorreram após a introdução do gorgulho (*Rhinocyllus conicus*), como um agente de controle biológico de cardos exóticos (*Carduus* spp.), nos EUA (Louda *et al.*, 1997). O besouro atacou também cardos nativos do gênero *Cirsium* e reduziu a abundância de uma espécie de mosca nativa da asa pintada (*Paracantha culta*), que se alimenta de sementes de cardo – indiretamente, o gorgulho prejudica espécies que nunca foram seu alvo intencional.

20.2.2 Cascatas tróficas

O efeito indireto dentro de uma teia alimentar que provavelmente tem recebido mais atenção é a assim chamada cascata trófica (Paine, 1980; Polis *et al.*, 2000). Ele ocorre quando um predador reduz a abundância da sua presa, o que tem efeito cascata no nível trófico abaixo, de modo que os recursos da própria presa (tipicamente plantas) aumentam em abundância. Naturalmente, é necessário não parar nesse ponto. Em uma cadeia alimentar com quatro elos, um predador de topo pode reduzir a abundância de um predador intermediário, que pode permitir o aumento da abundância de um herbívoro, levando a um decréscimo na abundância vegetal.

O Great Salt Lake de Utah, nos EUA, proporciona um experimento natural que ilustra uma cascata trófica. Neste caso, a um sistema essencialmente de dois níveis tróficos (zooplâncton-fitoplâncton), é adicionado um terceiro nível trófico (um inseto predador, *Trichocorixa verticalis*), em anos extraordinariamente úmidos, quando a salinidade diminui (Wurtsbaugh, 1992). Normalmente, o zooplâncton, dominado por um camarão de água salgada (*Artemia franciscana*), é capaz de manter a biomassa fitoplanctônica em um nível baixo, provocando uma alta transparência da água. Todavia, quando a salinidade declinou de acima de 100 g L^{-1} para 50 g L^{-1} em 1985, *T. verticalis* invadiu, e a biomassa de *A. franciscana* foi reduzida de 720 para 2 mg m^{-3}, levando a um aumento expressivo na abundância do fitoplâncton, a um aumento de 20 vezes na concentração da clorofila *a* e a um decréscimo de quatro vezes na transparência da água (Figura 20.2).

Um outro exemplo de uma cascata trófica, mas também de complexidade dos efeitos indiretos, é proporcionado por um experimento de dois anos, em que a pressão de predação exercida por aves foi manipulada em uma comunidade entre-marés na costa noroeste dos EUA, a fim de determinar os efeitos dos predadores sobre três espécies de lapa (presa) e seu alimento algáceo (Wootton, 1992). Mediante gaiolas de arame, as gaivotas-de-asas-glaucas (*Larus glaucescens*) e os ostreiros (*Haematopus bachmani*) foram excluídos de áreas grandes (de 10 m^2 cada uma), em que as lapas eram comuns. No total, a biomassa de lapas foi muito menor na presença de aves, e o efeito da predação teve um efeito cascata no nível trófico vegetal, porque foi reduzida a pressão do pastejo sobre as algas suculentas. Além disso, as aves abriram espaço para a colonização das algas, por meio da remoção de cracas (Figura 20.3).

Entretanto, fica também evidente que as aves, enquanto reduziram a abundância de uma das espécies de lapa, *Lottia digitalis*, como seria esperado, aumentaram a abundância de uma segunda espécie de lapa, *L. strigatella*, e não tiveram qualquer efeito sobre a terceira, *L. pelta*. As razões são complexas e vão muito além dos efeitos diretos do consumo de lapas. *L. digitalis*, uma lapa suavemente colorida, tende a ocorrer sobre cracas suavemente coloridas (*Pollicipes polymerus*), e a lapa escura, *L. pelta*, ocorre principalmente sobre mexilhões californianos escuros (*Mytilus californianus*). Ambas as lapas mostram forte seleção de hábitats para esses locais crípticos. A predação por gaivotas reduziu a área coberta por cracas (em detrimento de *L. digitalis*), levando, por meio da eliminação da competição, a um aumento da área ocupada pelos mexilhões (beneficiando *L. pelta*). A terceira espécie, *L. strigatella*, é competitivamente inferior às outras e aumentou sua densidade devido à eliminação da competição.

FIGURA 20.2 Variação no ecossistema pelágico do Great Salt Lake durante três períodos diferentes em salinidade (segundo Wurtsbaugh, 1992).

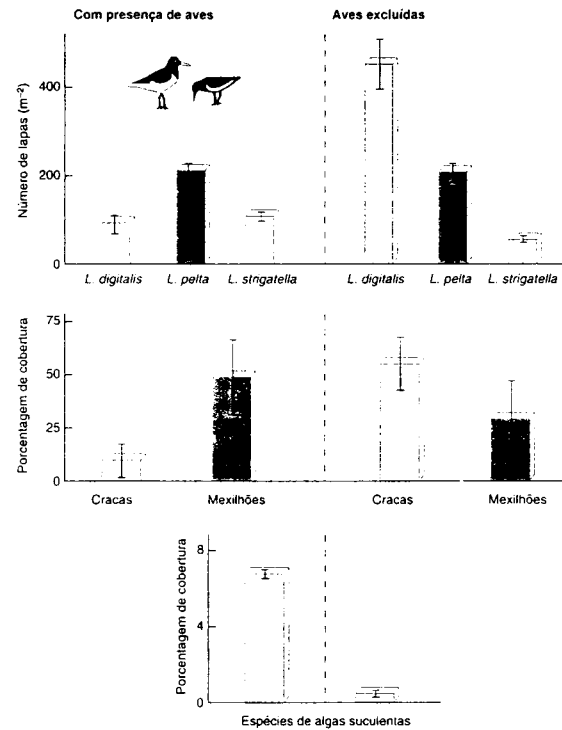



FIGURA 20.3 Quando as aves são excluídas da comunidade entre-marés, aumenta a abundância de cracas em detrimento dos mexilhões; três espécies de lapa exibem mudanças nítidas em densidade, refletindo alterações na disponibilidade de hábitats crípticos e nas interações competitivas, assim como a eliminação da predação direta. A cobertura algácea ficou muito reduzida na ausência dos efeitos das aves sobre os animais da comunidade entre-marés (as médias ± os EP são mostrados) (segundo Wootton, 1992).

20.2.3 Quatro níveis tróficos

Em um sistema com quatro níveis tróficos, sujeitos a uma cascata trófica, podemos esperar que as abundâncias dos carnívoros-topo e herbívoros sejam correlacionadas positivamente, como são as dos carnívoros primários e vegetais. É exatamente isto que foi encontrado em um estudo experimental da teia alimentar do Rio Eel, no norte da Califórnia (Figura 20.4a) (Power, 1990). Os peixes grandes (*Hesperoleucas symmetricus*) e truta prateada (*Oncorhynchus mykiss*) reduziram a abundância dos filhotes de peixes e dos predadores invertebrados, permitindo que suas presas, as larvas do mosquito *Pseudochironomus richardsoni*, alcançassem densidades altas e exercessem uma intensa pressão de pastejo sobre as algas filamentosas (*Cladophora*), cuja biomassa, desse modo, foi mantida baixa.

O padrão esperado recebe respaldo também de florestas de terras baixas tropicais da Costa Rica, através de besouros (*Tarsobaenus*) predando formigas (*Pheidole*), que predam uma variedade de herbívoros que atacam plantas (*Piper cenocladum*) (embora as interações tróficas detalhadas sejam ligeiramente mais complexas do que isto – Figura 20.5a). Um estudo descritivo em alguns locais mostrou precisamente a alternância de abundâncias esperadas em uma cascata com quatro níveis tróficos: abundâncias relativamente altas de plantas e formigas associadas com níveis baixos de herbívoros e abundância de besouros em três locais, mas abundâncias baixas de plantas e formigas associadas com níveis altos de herbivoria e abundância de besouros em um quarto (Figura 20.5b). Além disso, quando a abundância dos besouros foi manipulada experimentalmente em um desses locais, as abun-

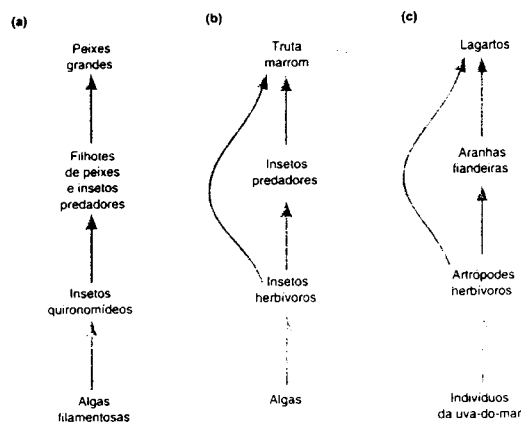



FIGURA 20.4 Três exemplos de teias alimentares, cada uma com quatro níveis tróficos. (a) A ausência de onivoria (alimentação em mais de um nível trófico) nesta comunidade de curso d'água na América do Norte indica que ela funciona como um sistema com quatro níveis tróficos. Por outro lado, a teia (b) de uma comunidade de riacho da Nova Zelândia e a teia (c) de uma comunidade terrestre das Bahamas funcionam com três níveis tróficos. Isto se deve aos fortes efeitos diretos dos predadores de topo onívoros sobre os herbívoros e seus efeitos menos importantes sobre os predadores intermediários (segundo Power, 1990; Flecker e Townsend, 1994; Spiller e Schoener, 1994, respectivamente).

dâncias de formigas e plantas foram significativamente mais altas, e os níveis de herbivoria mais baixos, na ausência de besouros do que na sua presença (Figura 20.5c).

quatro níveis podem atuar como três

Por outro lado, em uma comunidade de riacho de quatro níveis tróficos da Nova Zelândia (a truta marrom [*Salmo trutta*], invertebrados predadores, invertebrados pastejadores e algas), a presença do predador de topo não provocou redução da biomassa de algas, porque os peixes influenciaram não só os invertebrados predadores, mas também afetaram diretamente a atividade das espécies herbívoras no nível trófico imediatamente abaixo (Figura 20.4b) (Flecker e Townsend, 1994). Eles agiram assim tanto pelo consumo dos pastejadores quanto pela restrição do comportamento forrageador dos sobreviventes (McIntosh e Townsend, 1994). Uma situação similar foi relatada para uma comunidade terrestre nas Bahamas com quatro níveis tróficos, constituída de lagartos, aranhas fiandeiras, artrópodes herbívoros e indivíduos da uva-do-mar (*Coccoloba uvifera*) (Figura 20.4c) (Spiller e Schoener, 1994). Os resultados das manipulações experimentais indicaram uma forte interação entre os predadores de topo (lagartos) e herbívoros, mas um efeito fraco dos lagartos sobre as aranhas. Conseqüentemente, o efeito líquido dos predadores de topo sobre as plantas foi

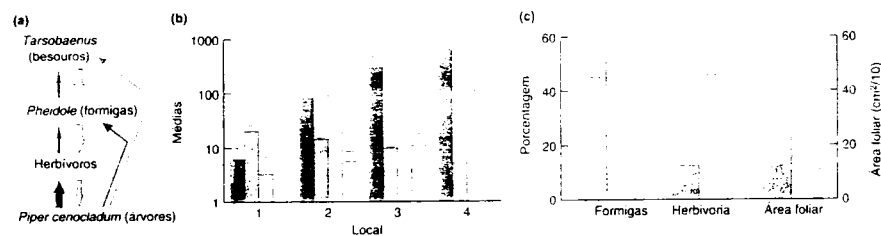



FIGURA 20.5 (a) Representação esquemática de cadeia alimentar com quatro níveis, na Costa Rica. As setas claras indicam mortalidade, e, as escuras, uma contribuição à biomassa do consumidor; a largura da seta indica a sua importância relativa. (b) e (c) evidenciam a cascata trófica descendente a partir dos besouros: com correlações positivas entre besouros e herbívoros e entre formigas e árvores. (b) Abundância relativa de plantas (■), abundância de formigas ( ) e de besouros( ), e intensidade de herbivoria ( ) nos quatro locais. As médias e os erros-padrão estão indicados; as diferentes unidades de medição são fornecidas nas referências originais. (c) Resultados de um experimento no local 4, quando foram estabelecidas réplicas isoladas sem besouros (■) e com besouros( ). As unidades são: formigas, % de pecíolos ocupada; herbivoria, % de área foliar comida; área foliar, cm^2 por 10 folhas (segundo Letourneau e Dyer, 1998a, 1998b; Pace *et al.*, 1999).

positivo e houve menos danos nas folhas na presença de lagartos. Essas comunidades com quatro níveis tróficos têm uma cascata trófica, mas funcionam como se tivessem apenas três níveis.

20.2.4 Cascatas em todos os hábitats? Cascatas em nível de comunidade ou de espécie?

todas as cascatas são úmidas?

A discussão sobre cascatas tróficas, incluindo sua identificação original, baseia-se tanto em exemplos aquáticos (marinhos ou de água doce) que se torna oportuno perguntar: "todas as cascatas tróficas são úmidas?" (Strong, 1992). Entretanto, conforme salientado por Polis e colaboradores (2000), para responder essa pergunta, deveríamos reconhecer uma distinção entre cascatas em nível de comunidade e de espécie (Polis, 1999). Em uma comunidade, os predadores controlam a abundância dos herbívoros, de tal modo que as plantas, em conjunto, são liberadas do controle pelos herbívoros. Contudo, em uma cascata em nível de espécie, aumentos em um determinado predador originam diminuições em certos herbívoros e aumentos em plantas em particular, sem que isto afete a comunidade como um todo. Assim, Schmitz e colaboradores (2000), em aparente contradição da proposição de que "todas as cascatas são úmidas", revisaram um total de 41 estudos em hábitats terrestres e demonstraram cascatas tróficas; mas Polis e colaboradores (2000) salientaram que todas estas se referiam somente a subconjuntos das comunidades das quais elas faziam parte – ou seja, elas eram essencialmente cascatas em nível de espécies. Além disso, as medições do desempenho das plantas nesses estudos foram de curta duração e em pequena escala (por exemplo, o "dano foliar" no estudo da teia formada por lagarto-aranha-herbívoro-uva-do-mar descrito antes), não representando respostas em escala mais ampla de significância para o total da comunidade, como a biomassa ou a produtividade vegetais.

Polis e colaboradores (2000) propuseram que as cascatas em nível de comunidade têm probabilidade maior de ocorrer em sistemas com as seguintes características: (i) os hábitats são relativamente discretos e homogêneos; (ii) as dinâmicas de populações de presas (incluindo aquelas dos produtores primários) são uniformemente rápidas, em relação às dos seus consumidores; (iii) a presa comum tende a ser uniformemente comestível; e (iv) os níveis tróficos tendem a ser discretos e as interações das espécies fortes, de modo que o sistema é dominado por cadeias tróficas discretas.

Se esta proposição é correta, as cascatas no nível de comunidade são mais prováveis em comunidades pelágicas de lagos e em comunidades bentônicas de cursos d'água e costões rochosos (todas "úmidas"), bem como talvez em comunidades agrícolas. Essas comunidades tendem a ser discretas, relativamente simples, baseadas em plantas de crescimento rápido e freqüentemente dominadas por um único táxon (fitoplâncton, alga macroscópica ou uma cultura agrícola). Como a revisão de Schmitz e colaboradores (2000) confirma, isto não quer dizer que tais forças não estejam presentes em sistemas mais difusos ricos em espécies, mas sim que os padrões de consumo são tão diferenciados que seus efeitos globais são amortecidos. Do ponto de vista da comunidade como um todo, tais efeitos podem ser representados como gotas tróficas, em vez de cascatas.

Certamente, o acúmulo de evidências parece apoiar um padrão de cascatas abertas em nível de comunidade, em comunidades simples e especialmente úmidas, e cascatas muito mais limitadas, embebidas em uma teia mais ampla de comunidades mais diversas, especialmente terrestres. Entretanto, ainda é necessário entender se isto reflete realidades fundamentais, ou simplesmente diferenças nas dificuldades práticas de manipular e estudar cascatas em diferentes hábitats. Uma tentativa para decidir se há também diferenças reais entre teias alimentares terrestres e aquáticas foi forçada a concluir que existe pouca evidência, seja empírica ou teórica, para apoiar ou refutar a idéia (Chase, 2000).

20.2.5 Controle das teias alimentares de cima para baixo ou de baixo para cima? Por que o mundo é verde?

Vimos que as cascatas tróficas são normalmente vistas "a partir do topo", começando no nível trófico mais alto. Assim, em uma comunidade com três níveis tróficos, consideramos os predadores como controladores da abundância dos pastejadores e dizemos que estes são sujeitos ao "controle de cima para baixo". Reciprocamente, os predadores são sujeitos ao controle de baixo para cima (abundância determinada por seus recursos): uma interação-padrão do tipo predador-presa. Por sua vez, as plantas são também sujeitas ao controle de baixo para cima, tendo sido liberadas do controle de cima para baixo pelos efeitos dos predadores sobre os pastejadores. Portanto, em uma cascata trófica, os controles de cima para baixo e de baixo para cima se alternam à medida que mudamos de um nível trófico para o próximo.

Todavia, suponha, em vez disso, que iniciamos na outra extremidade da cadeia alimentar e admitimos que as plantas são controladas de baixo para cima, pela competição por seus recursos. É ainda possível que os herbívoros sejam limitados por competição pelas plantas – *seus* recursos – e que os predadores sejam limitados por competição pelos herbívoros. Neste cenário, todos os níveis tróficos são sujeitos ao controle de baixo para cima (também denominado "controle pelo doador"), porque o recurso controla a abundância do consumidor, mas o consumidor não controla a abundância do recurso. Por isso, surge a pergunta: "As teias alimentares – ou *tipos* particulares de teia alimentar – são dominadas por controle de cima para baixo ou de baixo para cima?" (Embora seja importante observar novamente que, mesmo quando o controle de cima para baixo "domina", espera-se que haja alternância dos controles de cima para baixo e de baixo para cima de nível trófico para nível trófico.)

de cima para baixo, de baixo para cima e cascatas

Claramente, isto está vinculado aos temas com que nos ocupamos há pouco. O controle de cima para baixo dominaria em sistemas com poderosas cascatas tróficas em nível de comunidade. Porém, em siste-

mas em que as cascatas tróficas, se existirem, são limitadas ao nível de espécies, a comunidade como um todo pode ser dominada pelo controle de cima para baixo ou de baixo para cima. Da mesma forma, existem algumas comunidades que tendem, inevitavelmente, a ser dominadas pelo controle de baixo para cima, porque os consumidores têm pouca ou nenhuma influência sobre o fornecimento do seu recurso. O grupo mais evidente ao qual isto se aplica é o dos detritívoros (ver Capítulo 11), mas os consumidores de néctar e sementes provavelmente também se enquadrem nesta categoria (Odum e Biever, 1984). Quanto ao grande número de insetos fitófagos raros, poucos têm algum impacto sobre a abundância das suas plantas hospedeiras (Lawton, 1989).

A importância muito difundida do controle de cima para baixo, prenunciando a idéia da cascata trófica, foi originalmente advogada em um famoso artigo de Hairston e colaboradores (1960), no qual perguntaram "Por que o mundo é verde?". Eles próprios responderam que o mundo é verde porque predomina o controle de cima para baixo: a biomassa vegetal verde se acumula porque os predadores mantêm os herbívoros sob controle. Esta linha de raciocínio mais tarde foi estendida para sistemas com menos ou mais do que três níveis tróficos (Fretwell, 1977; Oksanen *et al.*, 1981).

Murdoch (1966), em especial, contestou essas idéias. Sua visão, descrita por Pimm (1991) como "o mundo é espinhento e tem sabor desagradável", enfatizava que, mesmo que o mundo seja verde (admitindo que ele é), isto não necessariamente resulta da incapacidade dos herbívoros de tirarem proveito dele, porque são limitados, de cima para baixo, pelos seus predadores. Muitas plantas desenvolveram defesas físicas e químicas que tornam a vida difícil para os herbívoros (ver Capítulo 3). Portanto, os herbívoros podem estar competindo intensamente por uma quantidade limitada de material vegetal palatável e não-protegido; e seus predadores, por sua vez, podem competir por herbívoros escassos. O mundo controlado de baixo para cima pode, ainda assim, ser verde.

Oksanen (1988), além disso, argumentou que o mundo não é sempre verde – especialmente se o observador se encontra no meio de um deserto ou na costa norte da Groenlândia. A alegação de Oksanen (ver também Oksanen *et al.*, 1981) é que: (i) em ecossistemas "brancos" ou extremamente improdutivos, o pastejo será fraco porque não há alimento suficiente para sustentar populações efetivas de herbívoros: as plantas e os herbívoros serão limitados de baixo para cima; (ii) nos níveis mais elevados de produtividade vegetal, em ecossistemas "verdes", também haverá pastejo fraco, devido à limitação de cima para baixo imposta pelos predadores (concordando com a argumentação de Hairston *et al.*, 1960); mas (iii) entre estes extremos, os ecossistemas podem ser "amarelos", onde as plantas são limitadas de cima para baixo por pastejadores, porque não há herbívoros suficientes para manter populações efetivas de predadores. A proposta, então, é que a produtividade desloca o equilíbrio entre os controles de cima para baixo e de baixo para cima, por alteração dos comprimentos das cadeias alimentares. Isto precisa ainda ser testado criticamente.

Existem também propostas segundo as quais o nível de produtividade primária pode ter influência em outras maneiras de determinar se a predominância é de cima para baixo ou de baixo para cima. Chase (2003) examinou o efeito das concentrações de nutrientes sobre uma teia alimentar de água doce com um inseto predador, *Belostoma flumineum*, alimentando-se de duas espécies de caracóis herbívoros, *Physella gyrina* e *Helisoma trivolvis*, alimentando-se, por sua vez, de macrófitas e algas dentro de uma teia alimentar mais ampla, incluindo zooplâncton e fitoplâncton. Em concentrações mais baixas de nutrientes, os caracóis foram dominados pelo menor, *P. gyrina*, vulnerável à predação, e o predador ocasionou uma cascata trófica que se estendeu aos produtores primários. Todavia, em concentrações elevadas, os caracóis foram dominados pelo maior, *H. trivolvis*, relativamente invulnerável à predação, e não ficou evidente qualquer cascata trófica (Figura 20.6). Este estudo, portanto, também apóia a proposição de Murdoch de que o "mundo tem sabor desagradável" e nele os herbívoros invulneráveis deram origem a uma teia com uma dominância relativa de controle de baixo para cima. Globalmente, contudo, observamos ainda que a elucidação de padrões claros na predominância do controle de cima para baixo ou de baixo para cima permanece um desafio para o futuro.

20.2.6 Interatores fortes e espécies-chave

Algumas espécies são mais íntima e fortemente entrelaçadas na estrutura de uma teia alimentar do que outras. Uma espécie cuja remoção produz um efeito significativo (extinção ou uma grande mudança na densidade) em ao menos uma outra espécie pode ser considerada um interator forte. Mediante sua remoção, alguns interatores fortes podem determinar mudanças significativas, que se propagam através da teia alimentar – nos referimos a elas como *espécies-chave*.

Uma espécie-chave é como a pedra angular na parte mais alta de um arco, que mantém todas as outras peças juntas. Seu uso inicial na arquitetura da teia alimentar se referia a um predador de topo (a estrela-do-mar, *Pisaster*, sobre um costão rochoso: ver Paine [1966] e a Seção 19.4.2) que tem um efeito benéfico indireto sobre uma série de competidores inferiores pela redução da abundância de um competidor superior. A remoção do predador-chave, da mesma forma que a retirada da pedra angular de um arco, leva ao colapso da estrutura. Mais precisamente, ela determina a extinção ou grandes mudanças na abundância de várias espécies, produzindo uma comunidade com uma composição de espécies muito diferente e, aos nossos olhos, uma aparência física obviamente distinta.

Atualmente, em geral, se aceita que as espécies-chave podem ocorrer em outros níveis tróficos (Hunter e Price, 1992). O uso do termo foi certamente ampliado desde que foi criado (Piraino *et al.*, 2002), levando certos autores a se

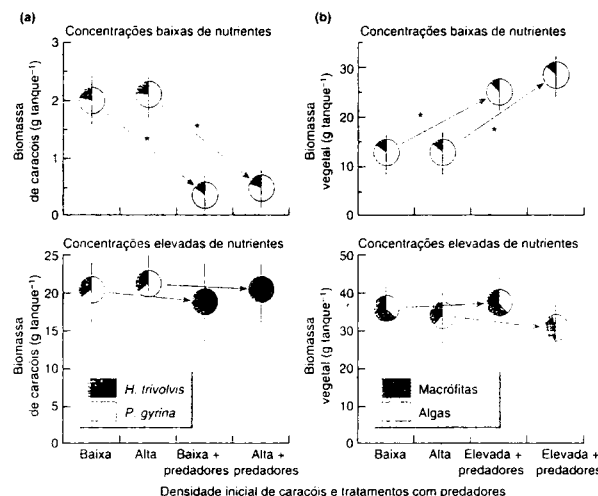



FIGURA 20.6 Controle de cima para baixo, mas apenas com produtividade baixa. (a) Biomassa de caracóis e (b) biomassa vegetal, em tanques experimentais com concentrações de nutrientes baixas ou elevadas (as barras verticais são os erros-padrão). Com concentrações baixas, os caracóis foram dominados por *Physella gyrina* (vulnerável à predação), e a adição de predadores provocou um declínio significativo (indicado por *) na biomassa de caracóis e um conseqüente acréscimo na biomassa vegetal (dominada por algas). Porém, com concentrações elevadas, aumentou a abundância de *H. trivolvis* (caracol vulnerável à predação), e a adição de predadores não ocasionou um declínio na biomassa de caracóis, nem um aumento na biomassa vegetal (freqüentemente dominada por macrófitas) (segundo Chase, 2003).

perguntarem se ele tem algum valor. Outros propuseram uma definição mais estrita – em especial, como uma espécie cujo impacto é "desproporcionalmente grande em relação à sua abundância" (Power *et al.*, 1996). Isto tem a vantagem de excluir do *status* de espécie-chave os que seriam preferivelmente exemplos triviais, em especial, "dominantes ecológicos" em níveis tróficos mais baixos, nos quais uma espécie pode proporcionar o recurso do qual depende uma infinidade de outras espécies – por exemplo, um coral ou os indivíduos adultos de carvalho em uma floresta. Certamente, é mais desafiador e mais útil identificar espécies com efeitos desiguais.

Aspectos semânticos à parte, sempre é importante saber que, enquanto todas as espécies sem dúvida influenciam até um certo grau a estrutura das suas comunidades, algumas são muito mais influentes do que outras. Na verdade, diferentes índices têm sido propostos para medir essa influência (Piraino *et al.*, 2002); por exemplo, a "importância na comunidade" de uma espécie é a porcentagem de outras espécies perdidas pela comunidade após sua remoção (Mills *et al.*, 1993). Da mesma forma, o reconhecimento do conceito de espécies-chave e a tentativa de identificá-las são importantes do ponto de vista prático, pois tais espécies têm um papel decisivo na conservação: por definição, as mudanças na sua abundância terão repercussões significativas para toda uma gama de outras espécies. Inevitavelmente, contudo, não é bem nítida a linha divisória entre espécies-chave e o restante.

Em princípio, as espécies-chave podem ocorrer através da teia alimentar. Jones e colaboradores (1997) destacaram que a importância delas é reconhecida muito mais pela sua atuação como "engenheiros ecológicos" (ver Seção 13.1) do que pelo seu papel trófico. Os castores, por exemplo, ao abater uma árvore e construir uma represa, criam um hábitat para centenas de espécies. Espécies-chave mutualistas (Mills *et al.*, 1993) podem também exercer uma influência desproporcional à sua abundância: os exemplos incluem um inseto polinizador, do qual uma planta ecologicamente importante depende, ou uma bactéria fixadora de nitrogênio que sustenta uma leguminosa e, em conseqüência, toda a estrutura de uma comunidade vegetal e os animais que dela dependem. Certamente, as espécies-chave não estão restritas nem como predadores de topo nem como consumidores mediando a coexistência de suas presas. Por exemplo, o ganso menor da neve, *Chen caerulescens caerulescens* é um herbívoro que se reproduz em grandes colônias em zonas salobras e pântanos de água doce ao longo da costa oeste da baía de Hudson, no Canadá. Em seus locais de nidificação na primavera, antes do começo do crescimento da parte aérea da vegetação, os gansos adultos buscam raízes e rizomas de plantas graminóides em áreas secas e comem as bases intumescidas das partes aéreas de ciperáceas em áreas úmidas. Sua atividade cria manchas sem vegetação (1-5 m^2), formada por turfeira e sedimento. Por existirem poucas espécies vegetais pioneiras capazes de recolonizar essas manchas, a recuperação é muito lenta. Por outro lado, em pântanos salobros não-escavados, o intenso pastejo por altas densidades de gansos no fim do verão é essencial ao estabelecimento e à manutenção dos "gramados" de *Carex* e *Puccinellia* (Kerbes *et al.*, 1990). É razoável considerar o ganso menor da neve como uma espécie-chave (herbívora).

20.3 Estrutura, produtividade e estabilidade da teia alimentar

Toda a comunidade ecológica pode ser caracterizada por sua *estrutura* (número de espécies, intensidade de interação dentro da teia alimentar, comprimento médio de cadeias alimentares, etc.), por certas *quantidades* (especialmente a biomassa e a taxa de produção de biomassa, que pode ser resumida como "*produtividade*") e por sua *estabilidade* temporal (Worm e Duffy, 2003). No restante deste capítulo, examinaremos algumas das relações entre estas três características. Grande parte do considerável interesse recente nesta área foi gerada pela compreensível preocupação de saber quais poderiam ser as conseqüências do declínio inexorável em biodiversidade (um aspecto-chave de estrutura) para a estabilidade e a produtividade de comunidades biológicas.

Nosso interesse será dirigido especialmente aos efeitos da estrutura das teias alimentares (complexidade de teias alimentares, nesta seção; comprimento de cadeias alimentares e algumas outras medidas, na Seção 20.4) sobre a estabilidade da própria estrutura e a estabilidade da produtividade da comunidade. Entretanto, deve ser enfatizado inicialmente que o progresso do nosso entendimento sobre teias alimentares depende criticamente da qualidade dos dados obtidos nas comunidades naturais. Recentemente, vários autores têm posto isto em dúvida, notadamente quanto aos estudos mais antigos, destacando que os organismos freqüentemente eram agrupados em táxons extremamente desiguais e, às vezes, no mais genérico dos níveis. Por exemplo, na mesma teia, táxons diferentes podem estar agrupados no nível de reino (vegetais), família (Diptera) e espécie (urso polar). Algumas das teias alimentares com descrição mais completa têm sido examinadas quanto aos efeitos de tal resolução desigual pela acomodação dos elementos em táxons cada vez mais gerais (Martinez, 1991; Hall e Raffaelli, 1993; Thompson e Townsend, 2000). A incômoda conclusão é que a maioria das propriedades da teia alimentar parece ser sensível ao nível de resolução taxonômica que é alcançado. Estas limitações deverão ser lembradas à medida que explorarmos a evidência de padrões de teias alimentares nas seções seguintes.

Primeiramente, no entanto, é necessário definir "estabilidade" ou, mais exatamente, identificar os diferentes tipos de estabilidade.

20.3.1 O que entendemos por "estabilidade"?

resiliência e resistência

Dos diversos aspectos da estabilidade, inicialmente pode ser feita uma distinção entre a resiliência de uma comunidade (ou qualquer outro sistema) e a sua resistência. A *resiliência* descreve a velocidade com que uma comunidade retorna ao seu estado anterior após ter sido perturbada e deslocada de tal estado. A *resistência* descreve a capacidade inicial da comunidade de evitar o deslocamento. (A Figura 20.7 apresenta uma ilustração figurativa destes e de outros aspectos da estabilidade.)

estabilidades local e global

A segunda distinção é entre a estabilidade local e a estabilidade global. A *estabilidade local* descreve a tendência de uma comunidade de retornar ao seu estado original (ou a um estado parecido com este) quando submetida a uma perturbação pequena. A *estabilidade global* descreve esta tendência quando a comunidade é submetida a uma perturbação grande.

fragilidade e robustez dinâmicas

Um terceiro aspecto está relacionado à distinção local/global, porém se concentra mais no ambiente da comunidade. A estabilidade de qualquer comunidade depende do ambiente em que ela se encontra, assim como das densidades e características das espécies que a compõem. Uma comunidade que só é estável dentro de uma gama restrita de condições ambientais, ou para apenas a gama muito limitada de características das espécies, diz-se que é *dinamicamente frágil*. De maneira oposta, uma comunidade que é estável dentro de uma gama ampla de condições e características é considerada *dinamicamente robusta*.

Finalmente, resta especificar o aspecto da comunidade que está sendo enfocado. Os ecólogos muitas vezes têm adotado uma abordagem demográfica, concentrando-se na *estrutura* de uma comunidade. Entretanto, é possível também enfocar a estabilidade dos processos dos ecossistemas, especialmente a *produtividade*.

20.3.2 Complexidade da comunidade e a "sabedoria convencional"

As conexões entre a estrutura e a estabilidade das teias alimentares mereceu a atenção dos ecólogos por, no mínimo, meio século. Inicialmente, a "sabedoria convencional" supunha que a complexidade crescente de uma comunidade levasse a um aumento da estabilidade; isto é, comunidades mais complexas são mais capazes de permanecer estruturalmente as mesmas frente a um distúrbio, tal como a perda de uma ou mais espécies. Como agora, considerava-se que o aumento da complexidade se referia a um maior número de espécies, a mais interações entre as espécies, a uma maior intensidade média de interações, ou a alguma combinação de todos estes aspectos. Elton (1958) reuniu diferentes observações empíricas e teóricas para respaldar a idéia de que as comunidades mais complexas são mais estáveis (modelos matemáticos simples são inerentemente variáveis, comunidades insulares pobres em espécies são sujeitas à invasão, etc.). No entanto, atualmente, está claro que suas asserções, em sua maioria, eram falsas ou sujeitas a alguma outra interpretação plausível. (De fato, o próprio Elton destacou a necessidade de uma análise mais extensa.) Mais ou menos na mesma época, MacArthur (1955) propôs um argumento mais teórico em favor da sabedoria convencional. Ele sugeriu que quanto maior fosse o número de rotas de energia passando através de uma comunidade, menos provavelmente as densidades das espécies constituintes mudariam em resposta a um aumento ou diminuição anormais na densidade de uma dessas espécies.

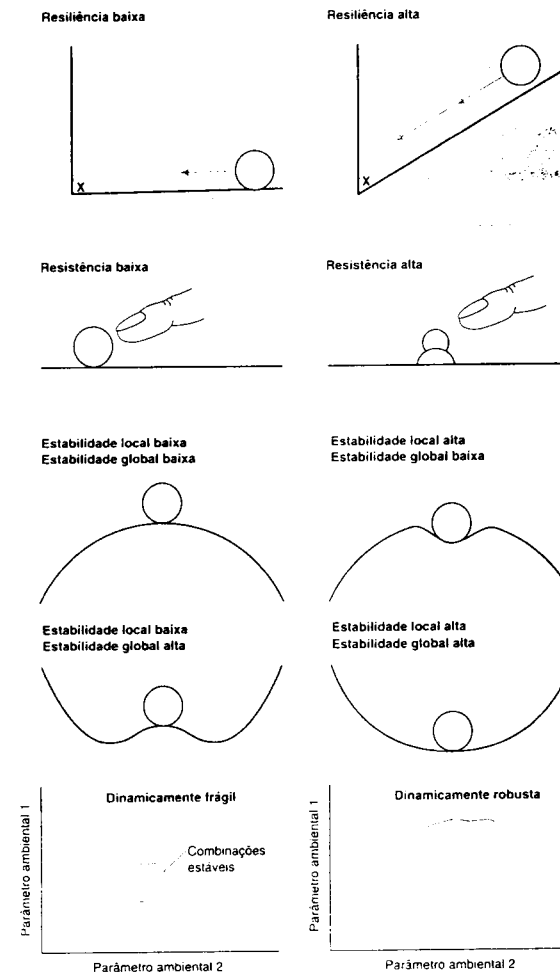



FIGURA 20.7 Ilustração figurativa de diversos aspectos da estabilidade, usados neste capítulo para descrever as comunidades. Nos diagramas da resiliência, X indica o local do qual a comunidade foi deslocada.

20.3.3 Complexidade e estabilidade em comunidades modeladas

A sabedoria convencional, no entanto, nem sempre recebeu apoio e não tem sido determinada em especial pela análise de modelos matemáticos. Um divisor de águas foi o estudo de May (1972). Ele construiu modelos de teias alimentares compreendendo um certo número de espécies e examinou o modo em que o tamanho populacional de cada espécie variava nas proximidades de sua abundância em equilíbrio (isto é, a *estabilidade local* e as *populações individuais*). Cada espécie era influenciada por sua interação com todas as demais espécies, e utilizou-se o termo β_{ij} para medir o efeito da densidade da espécie *j* sobre a taxa de aumento da espécie *i*. As teias alimentares foram "reunidas aleatoriamente", sendo atribuído um valor -1 a todos os termos auto-reguladores (β_{ii}, β_{jj}, etc.), mas todos os demais

valores β foram distribuídos ao acaso, incluindo um certo número de zeros. As teias podiam, então, ser descritas por três parâmetros: S, o número de espécies; C, a "conectância" da teia (a fração de todos os possíveis pares de espécies que interagiam diretamente, ou seja, com β_{ij} não-zero); e β, a média da "intensidade de interações" (isto é, a média dos valores não-zero de β, desconsiderando o seu sinal). May verificou que provavelmente tais teias alimentares só seriam estáveis (isto é, as populações retornariam ao equilíbrio após uma perturbação pequena) se:

$$\beta(SC)^{1/2} < 1 \qquad (20.1)$$

Do contrário, as redes tenderiam a ser instáveis.

Em outras palavras, os crescimentos no número de espécies, na conectância e na intensidade de interações tendem a aumentar a instabilidade (porque eles aumentam o lado esquerdo da desigualdade da equação acima). Contudo, cada um deles representa um aumento na complexidade. Portanto, esse modelo (junto com outros) sugere que a complexidade leva à *instabilidade*, e certamente indica que não há necessariamente uma inevitável conexão ligando estabilidade à complexidade.

Outros estudos, no entanto, sugerem que esta conexão entre complexidade e instabilidade pode ser um artefato que surge de características especiais das comunidades modeladas ou da maneira como elas foram analisadas. Em primeiro lugar, as teias alimentares reunidas aleatoriamente muitas vezes contêm elementos biologicamente irracionais (p. ex., ligações do tipo: A come B come C come A). As análises restritas a teias alimentares racionais (Lawlor, 1978; Pimm, 1979) mostram que, enquanto a estabilidade ainda declina com a complexidade, não existe uma transição nítida da estabilidade para a instabilidade (em comparação com a desigualdade apresentada na Equação 20.1). Em segundo lugar, se os sistemas são "controlados pelos doadores" (isto é, $\beta_{ij} > 0$, $\beta_{ji} = 0$), a estabilidade não é afetada pela complexidade ou até aumenta com ela (DeAngelis, 1975). E a relação entre complexidade e estabilidade nos modelos torna-se mais complicada se a atenção for dedicada à resiliência daquelas comunidades que *são* estáveis. Ao mesmo tempo em que a proporção das comunidades estáveis pode decrescer com o aumento da complexidade, a resiliência *dentro* deste subconjunto (um aspecto crucial da estabilidade) pode crescer (Pimm, 1979).

Finalmente, contudo, a relação entre a riqueza em espécies e a variabilidade das populações parece ser afetada de uma maneira muito geral pela relação entre a média (m) e a variância (s^2) de abundância de populações individuais ao longo do tempo (Tilman, 1999). Esta relação pode ser indicada como:

$$s^2 = cm^z \qquad (20.2)$$

em que c é uma constante e z é o assim chamado coeficiente de gradação. Existem motivos para esperar que os valores de z se situem entre 1 e 2 (Murdoch e Stewart-Oaten, 1989) e a maioria dos valores observados parece comportar-se assim (Cottingham *et al.*, 2001). Nesta amplitude, a variabilidade populacional aumenta com a riqueza em espécies (Figura 20.8) – uma conexão entre complexidade e instabilidade populacional, como a encontrada no modelo original de May.

A maioria dos modelos, portanto, indica que a estabilidade populacional tende a decrescer à medida que a complexidade aumenta. Isto é suficiente para abalar a sabedoria convencional antes de 1970. No entanto, os resultados conflitantes entre os modelos sugerem ao menos que nenhuma relação única será apropriada em todas as comunidades. Seria um erro substituir uma generalização por outra.

20.3.4 Complexidade e estabilidade em comunidades modeladas: comunidades integrais como um todo

Os efeitos da complexidade, especialmente a riqueza em espécies, sobre a estabilidade de propriedades agregadas de comunidades como um todo, tais como sua biomassa ou produtividade, parecem um tanto mais diretos, pelo menos do ponto de vista teórico (Cottingham, 2001). De modo geral, em comunidades mais ricas, as dinâmicas dessas propriedades agregadas são *mais* estáveis. Em primeiro lugar, contanto que as flutuações em populações diferentes não sejam perfeitamente correlacionadas, existe um efeito inevitável de "calcular a média estatística", quando as populações são somadas – quando uma aumenta, outra diminui –, e isto tende a aumentar em efetividade à medida que a riqueza (o número de populações) cresce.

Este efeito, por sua vez, interage com a variância para exprimir a relação da Equação 20.2. À medida que a riqueza aumenta, a abundância média tende a diminuir, e o valor de z da Equação 20.2 determina o quanto a variância em abundância se altera com isto. Especificamente, quanto maior o valor de z, maior o decréscimo proporcional em variância, e maior é o aumento da estabilidade com o aumento da riqueza (Figura 20.8). Somente no caso raro e provavelmente irreal de z ser menor do que 1 (a variância *aumenta* proporcionalmente à medida que a abundância média declina), o efeito de calcular a média estatística não está presente.

O tópico referente à relação entre riqueza e produtividade – na medida em que esta é diferente da relação entre riqueza e *estabilidade* da produtividade – será retomado no próximo capítulo (ver Seção 21.7), que é dedicado à riqueza em espécies.

20.3.5 Complexidade e estabilidade na prática: populações

Mesmo que a complexidade e a instabilidade da população estejam conectadas em modelos, isto não significa que devemos necessariamente esperar ver a mesma associação em comunidades reais. Em primeiro lugar, a amplitude e a previsibilidade das condições ambientais variam de local para local. Em um ambiente estável e previsível, uma comunidade dinamicamente frágil pode ainda persistir. Entretanto, em um ambiente variável e imprevisível, apenas uma comunidade dinamicamente robusta está apta a persistir. Portanto, podemos esperar observar: (i) comunidades complexas e frágeis em ambientes estáveis e previsíveis, e comunidades simples e robustas em ambientes variáveis e imprevisíveis; mas (ii) aproximadamente a mesma estabilidade registrada (em termos de flutuações populacionais, etc.) em todas as comunidades, uma vez que esta dependerá da estabilidade inerente da comunidade combinada com a variabilidade do ambiente. Além disso, podemos esperar que as perturbações provocadas pelo homem tenham seus efeitos mais pronunciados sobre comunidades complexas e dinamicamente frágeis de ambientes estáveis, que são relativamente pouco sujeitas a perturbações, mas um efeito menor sobre comunidades robustas e simples de ambientes variáveis, anteriormente sujeitos a perturbações naturais.

Vale a pena registrar também a existência provável de um paralelo importante entre as propriedades de uma comunidade e as propriedades de suas populações constituintes. Em ambientes estáveis, as populações estarão sujeitas a um grau de seleção k relativamente alto (ver Seção 4.12); em ambientes variáveis,

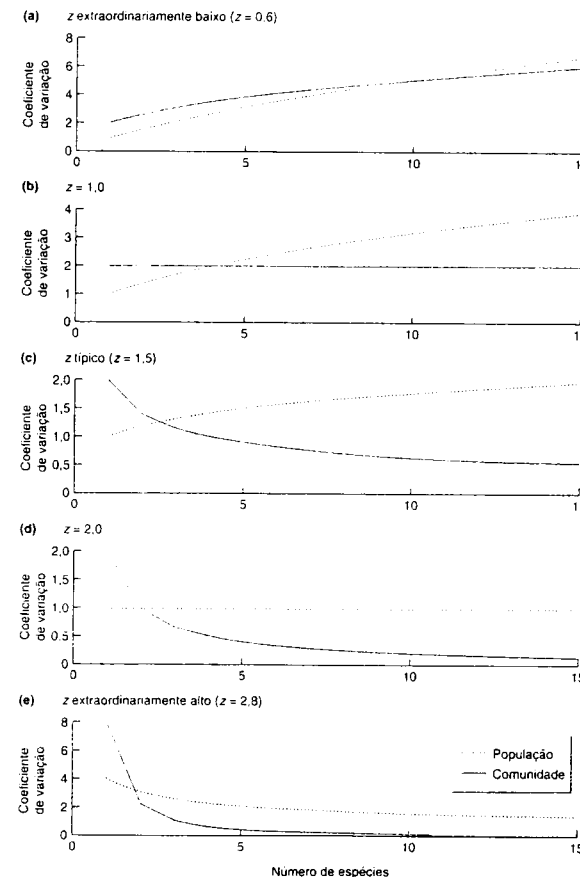



FIGURA 20.8 Efeito da riqueza em espécies (número de espécies) sobre a variabilidade temporal (coeficiente de variação, CV) do tamanho populacional e da abundância de comunidades agregadas, em comunidades modeladas em que todas as espécies são igualmente abundantes e têm o mesmo CV, para diferentes valores do coeficiente de gradação, z, na relação entre a média e a variância da abundância (Equação 20.2). (a) z = 0,6, um valor extraordinariamente baixo. (b) z =1,0, a extremidade inferior de valores típicos. (c) z = 1,5, um valor típico. (d) z = 2,0, o limite superior de valores típicos. (e) z = 2,8, um valor extraordinariamente alto (segundo Cittingham *et al.*, 2001).

elas estarão sujeitas a um grau de seleção *r* relativamente alto. As populações *k*-estrategistas (capacidade competitiva alta, sobrevivência inerente alta e rendimento reprodutivo baixo) serão *resistentes* a perturbações, mas, uma vez perturbadas, terão pouca capacidade de recuperação (resiliência baixa). As populações *r*-estrategistas, ao contrário, terão pouca resistência, mas resiliência mais alta. As forças atuantes sobre as populações componentes, portanto, fortalecerão as propriedades de suas comunidades, a saber, a fragilidade (resiliência baixa) em ambientes estáveis e robustez em ambientes variáveis.

Muitos estudos têm examinado a relação entre *S*, *C* e β em comunidades reais, seguindo a previsão resumida na Equação 20.1. O argumento que eles utilizam é apresentado a seguir. As comunidades que observamos devem ser estáveis – senão não seríamos capazes de observá-las. Se as comunidades forem estáveis apenas para $\beta(SC)^{1/2} < 1$ (ou pelo menos quando o lado esquerdo da desigualdade for baixo), aumentos em *S* levarão a decréscimos da estabilidade, a menos que existam decréscimos compensatórios em *C* e/ou β. Geralmente se admite, por falta de evidência, que β é constante (embora os ecólogos sejam progressivamente desafiados a quantificar as intensidades das interações – p. ex., Benke *et al.*, 2001). Portanto, as comunidades com mais espécies manterão a estabilidade somente se houver um declínio associado na conectância média, *C*. Em conseqüência, deveríamos observar uma correlação negativa entre *S* e *C*. Briand (1983) compilou dados bibliográficos referentes a 40 redes tróficas, incluindo exemplos terrestres, de água doce e marinhos. Para cada comunidade, foi calculado um único valor de conectância, a partir da proporção total de conexões identificadas entre espécies em relação ao número total possível. Na Figura 20.9a, a conectância é plotada em relação à *S*. Conforme previsto, a conectância decresce com o número de espécies.

Os dados compilados por Briand, no entanto, não foram coletados com o propósito de realizar estudos quantitativos das propriedades de teias alimentares. Além disso, o nível de resolução taxonômica variou substancialmente de teia para teia. Estudos mais recentes, em que as teias alimentares foram documentadas com mais rigor, indicam que *C* pode diminuir com *S* (conforme previsto) (Figura 20.9b), que *C* pode ser independente de *S* (Figura 20.9c) ou pode inclusive aumentar com *S* (Figura 20.9d). Portanto, nenhuma relação única entre complexidade e estabilidade recebe suporte consistente a partir das análises de teias alimentares.

Outras hipóteses poderiam explicar melhor os padrões de conectância registrados. Características morfológicas, fisiológicas e comportamentais restringem o número de tipos de presas que um consumidor pode explorar. Se cada espécie está adaptada a alimentar-se de um número fixo de outras espécies, então *SC* volta a ser constante (Warren, 1994), e *C* diminuiria com o crescimento de *S*. Porém, se cada espécie se alimenta de qualquer coisa cujas características se enquadram na faixa a qual ela está adaptada, ao aumentar a riqueza, um maior número provavelmente cairá dentro dessa faixa aceitável. Neste caso mais realista, a conectância se mantém aproximadamente constante. Além disso, se as teias são compostas por especialistas, a conectância geral será baixa, e as teias formadas por generalistas terão conectância alta. A proporção de especialistas pode mudar com a riqueza. Portanto, a inconsistência de padrões pode simplesmente refletir uma diversidade de forças atuantes sobre diferentes teias.

Pode-se também investigar experimentalmente a previsão de que as populações em comunidades mais ricas são menos estáveis quando perturbadas. Um estudo clássico de McNaughton (1978), por exemplo, monitorou a resistência em duas comunidades campestres. Na primeira, foram adicionados nutrientes vegetais ao solo de uma comunidade no estado de Nova Iorque; na segunda, a ação de animais pastejadores foi manipulada no Serengeti. Em ambos os casos, o tratamento foi aplicado a comunidades vegetais ricas e pobres em espécies. As duas perturbações reduziram a diversidade da comunidade rica em espécies, mas não a da comunidade pobre em espécies (Tabela 20.1). Este resultado foi consistente com a previsão, mas os efeitos, embora significativos, foram relativamente leves.

Similarmente, Tilman (1996) reuniu dados de 39 espécies vegetais comuns provenientes de parcelas de campo na Cedar Creek Natural History Area, Minnesota, por um período de 11 anos. Ele verificou que a variação da biomassa das espécies individuais aumentou significativamente, embora só fracamente, com a riqueza das parcelas (Figura 20.10a).

Finalmente, existem muitos estudos buscando saber se o nível de "estabilidade percebida" de populações naturais (variação interanual em abundância) varia com a riqueza ou complexidade da comunidade. Leigh (1975), para vertebrados herbívoros, Bigger (1976), para pragas de lavoura, e Wolda (1978), para insetos, não encontraram evidência de que isto acontece dessa maneira.

Em geral, portanto, semelhantemente aos estudos teóricos, os estudos empíricos sugerem um decréscimo da estabilidade da população (aumento da variabilidade) em comunidades mais complexas, mas o efeito parece ser fraco e inconsistente.

FIGURA 20.9 Relação entre conectância (*C*) e riqueza em espécies (*S*). (a) Para uma compilação bibliográfica de 40 teias alimentares de ambientes terrestres, de água doce e marinhos (segundo Briand, 1983). (b) Para uma compilação de 95 teias alimentares de diferentes hábitats e dominadas por insetos (segundo Schoenly *et al.*, 1991). (c) Para versões sazonais de uma teia alimentar de um reservatório grande no norte da Inglaterra, com a riqueza em espécies variando de 12 a 32 (segundo Warren, 1989). (d) Para teias alimentares de pântanos e cursos d'água na Costa Rica e Venezuela (segundo Winemiller, 1990) ([a-d] segundo Hall e Raffaelli, 1993).

20.3.6 Complexidade e estabilidade na prática: comunidades integrais como um todo

Retornando ao nível de comunidade agregada como um todo, a evidência respalda de modo consistente a previsão de que o aumento da sua riqueza aumenta a estabilidade (diminui a variabilidade), embora alguns estudos não conseguiram detectar qualquer relação consistente (Cottingham *et al.*, 2001; Worm e Duffy, 2003).

Em primeiro lugar, voltando aos estudos de McNaughton (1978) dos campos dos EUA e Serengeti, os efeitos das perturbações foram completamente diferentes, quando observados em termos de ecossistema (em oposição à população). A adição de fertilizantes aumentou significativamente a produtividade primária no campo pobre em espécies no estado de New York (+53%), mas no campo rico em espécies, a mudança na produtividade foi pequena e não-significativa (+16%); o pastejo no Serengeti reduziu significativamente a biomassa do produto em pé no campo pobre em espécies (-69%), mas reduziu apenas levemente a biomassa do campo rico em espécies (-11%). Similarmente, nos campos de Minnesota examinados por Tilman (1996), ao contrário do

TABELA 20.1 Influência da adição de nutrientes sobre a riqueza em espécies, equabilidade (*H*/ln*S*) e diversidade (índice de Shannon, *H*) em dois campos; e do pastejo pelo búfalo africano sobre a diversidade em espécies em duas áreas de vegetação (segundo McNaughton, 1977).

	Parcelas-controle	*Parcelas experimentais*	*Significância estatística*
Adição de nutrientes			
Riqueza em espécies por parcela de 0,5 m²			
Parcela pobre em espécies	20,8	22,5	NS
Parcela rica em espécies	31,0	30,8	NS
Equabilidade			
Parcela pobre em espécies	0,660	0,615	NS
Parcela rica em espécies	0,793	0,740	$P < 0,05$
Diversidade			
Parcela pobre em espécies	2,001	1,915	NS
Parcela rica em espécies	2,722	2,532	$P < 0,05$
Pastejo			
Diversidade em espécies			
Parcela pobre em espécies	1,069	1,357	NS
Parcela rica em espécies	1,783	1,302	$P < 0,005$

NS = não-significativo.

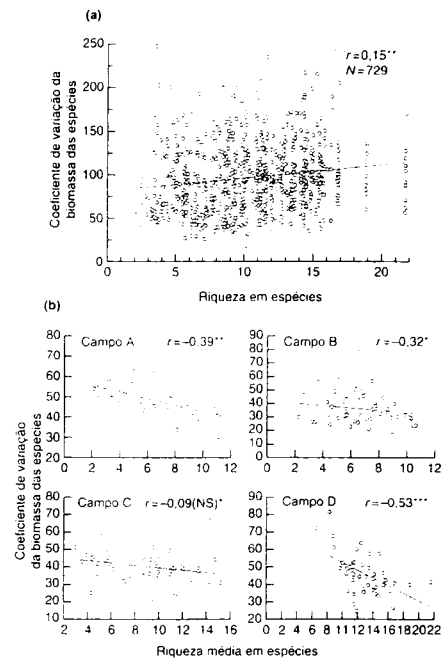



FIGURA 20.10 (a) Coeficiente de variação da biomassa populacional para 39 espécies vegetais de parcelas em quatro campos em Minnesota, durante 11 anos (1984-94), plotado em relação à riqueza em espécies nas parcelas. A variação aumentou com a riqueza, mas a inclinação foi muito pouco acentuada. (b) Coeficiente de variação da biomassa da comunidade em cada parcela, plotado em relação à riqueza em espécies para cada um dos quatro campos. A variação decresceu consistentemente com a riqueza. Em ambos os casos, são mostradas as linhas de regressão e os coeficientes de correlação. * = $P < 0{,}05$; ** = $P < 0{,}01$; *** = $P < 0{,}001$ (segundo Tilman, 1996).

efeito negativo fraco encontrado em nível de população, houve um efeito positivo forte da riqueza sobre a estabilidade da biomassa da comunidade (Figura 20.10b).

McGrady-Steed e colaboradores (1997) manipularam a riqueza em comunidades microbianas aquáticas (produtores, herbívoros, bacterívoros e predadores) e verificaram que a variação em uma outra medida de ecossistema, o fluxo de dióxido de carbono (uma medida da respiração da comunidade), também declinou com a riqueza (Figura 20.11). Por outro lado, em um estudo experimental de comunidades campestres pequenas perturbadas por uma seca induzida, Wardle e colaboradores (2000) constataram que a composição detalhada da comunidade prevê muito melhor a estabilidade do que a riqueza global.

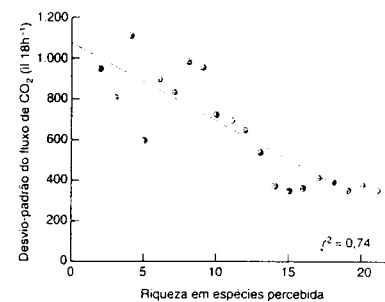



FIGURA 20.11 A variação (isto é, a "instabilidade") na produtividade (desvio-padrão do fluxo de dióxido de carbono) declinou com a riqueza em espécies, em comunidades microbianas observadas durante um período de 6 semanas. A riqueza é descrita como "percebida" "realizável", porque se refere ao número de espécies presentes no momento da observação, independente do número de espécies com o qual a comunidade foi iniciada (segundo McGrady-Steed *et al.*, 1997).

Os estudos da resposta de uma comunidade a uma perturbação (p. ex., McNaughton, 1978) ou da variação na comunidade em resposta a variações ano a ano no ambiente (p. ex., Tilman, 1996) estão, em sua maioria, concentrados na resistência a mudanças apresentadas pelas comunidades. Uma perspectiva completamente diferente examina a resiliência de comunidades a perturbações de características do ecossistema, tais como os níveis de energia ou nutrientes contidos dentro delas. O'Neill (1976), por exemplo, considerou a comunidade como um sistema de três compartimentos que consiste em: tecido vegetal ativo (*P*), organismos heterotróficos (*H*) e matéria orgânica morta inativa (*D*). A taxa de mudança no produto em pé nestes compartimentos depende das transferências de energia entre eles (Figura 20.12a). Introduzindo dados reais de seis comunidades representando a tundra, a floresta tropical, a floresta caducifólia temperada, um marisma, uma fonte de água doce e um reservatório, O'Neil submeteu os *modelos* destas comunidades a uma perturbação-padrão: uma diminuição de 10% no produto em pé inicial de tecido vegetal ativo. Após, ele monitorou as taxas de recuperação voltadas ao equilíbrio e as representou em função da entrada de energia por unidade de produto em pé de tecido vivo (Figura 20.12b).

O sistema do reservatório, com um produto em pé relativamente baixo e uma taxa alta de renovação da biomassa, foi o mais resiliente. A maioria de suas populações vegetais tem ciclos de vida curtos e taxas rápidas de aumento populacional. O marisma e as florestas exibem valores intermediários, e a tundra apresenta a resiliência mais baixa. Existe uma relação clara entre resiliência e entrada de energia por unidade de produto em pé. Isto parece depender em

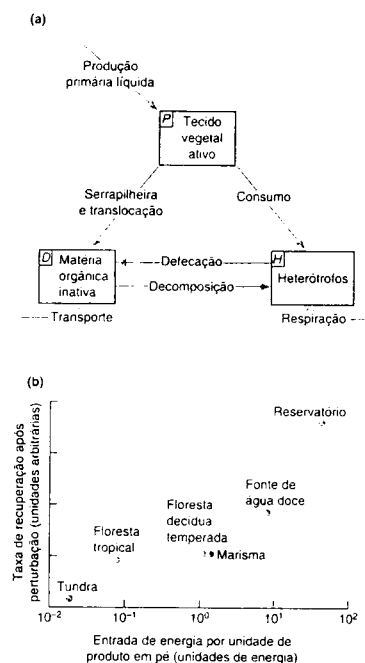



FIGURA 20.12 (a) Modelo simples de uma comunidade. Os três compartimentos representam componentes do sistema, e as setas indicam transferências de energia entre os componentes do sistema. (b) Taxa de recuperação (índice de resiliência) após perturbação (em função da entrada de energia por unidade de produto em pé) para modelos de seis comunidades contrastantes. A comunidade do reservatório foi a mais resiliente à perturbação, e a da tundra foi a menos resiliente (segundo O'Neill, 1976).

parte da importância relativa dos heterótrofos no sistema. O sistema mais resiliente, o reservatório, tem uma biomassa de heterótrofos 5,4 vezes superior à dos autótrofos (refletindo o ciclo de vida curto e a renovação rápida do fitoplâncton, grupo vegetal dominante no sistema), e a tundra, com a menor resiliência, tem uma razão de heterótrofos: autótrofos de apenas 0,004. Assim, o fluxo de energia através do sistema exerce uma influência importante sobre a resiliência. Quanto mais elevado for esse fluxo, mais rapidamente os efeitos de uma perturbação serão "apagados" do sistema. DeAngelis (1980) chegou a uma conclusão análoga, mas referente à ciclagem de nutrientes, em vez de fluxo de energia. Aqui, da mesma forma, a estabilidade parece mais influenciada pela natureza das espécies na comunidade do que por simples medidas, tal como a riqueza global.

20.3.7 O número de espécies ou sua identidade? Espécies-chave novamente

Na verdade, fica claro que o conceito total de uma espécie-chave (ver Seção 20.2.6) é por si só um reconhecimento do fato de que os efeitos de um distúrbio sobre a estrutura ou a função provavelmente vão depender muito da natureza precisa do distúrbio – isto é, de quais espécies são perdidas. Esta idéia é reforçada por um estudo de simulação realizado por Dunne e colaboradores (2002), em que eles submeteram 16 teias alimentares publicadas à remoção seqüencial de espécies, de acordo com um dos quatro critérios: (i) remoção, em primeiro lugar, das espécies mais conectadas; (ii) remoção aleatória de espécies; (iii) remoção das espécies mais conectadas, excluindo primeiro as espécies basais (aquelas que têm predadores, mas não presas); (iv) remoção, em primeiro lugar, das espécies menos conectadas. A estabilidade das teias foi depois avaliada pelo número de extinções secundárias resultantes das remoções simuladas; tais extinções ocorreram quando restavam espécies sem presa (e, assim, as espécies basais ficaram sujeitas à extinção primária, mas não à secundária). Em primeiro lugar, a robustez da composição da comunidade, a despeito da perda de espécies, aumentou com a conectância das comunidades – um apoio adicional para um aumento da estabilidade da comunidade com a complexidade. Em geral, contudo, fica também claro que as extinções secundárias ocorreram mais rapidamente quando as espécies mais conectadas foram removidas, e menos rapidamente quando as espécies menos conectadas foram removidas; as remoções aleatórias situaram-se entre as duas (Figura 20.13). Houve, além disso, algumas exceções interessantes quando, por exemplo, a remoção de uma espécie menos conectada levou a uma cascata rápida de extinções secundárias, porque ela era uma espécie basal com um único predador, que era predado por uma ampla gama de espécies. Finalmente, nesta seção, isto nos faz lembrar que as idiossincrasias de teias individuais provavelmente irão sempre abalar a generalidade de todas as "regras", mesmo que tais regras estejam de acordo.

20.4 Padrões [illegible] em teias alimentares: [illegible]

Na seção anterior, examinamos aspectos muito gerais da estrutura das teias alimentares – riqueza, complexidade – e os relacionamos à sua estabilidade. Nesta seção, examinaremos alguns aspectos mais específicos da estrutura e indagaremos, em primeiro lugar, se existem padrões repetidos detectáveis na natureza, e, em segundo lugar, se podemos explicá-los. Primeiramente, trataremos de maneira mais extensa do número de níveis tróficos; depois, abordaremos a onivoria e, por fim, examinaremos até que ponto as redes tróficas são compartimentadas.

Uma característica fundamental de toda a teia alimentar é o número de ligações tróficas nas rotas que vão das espécies

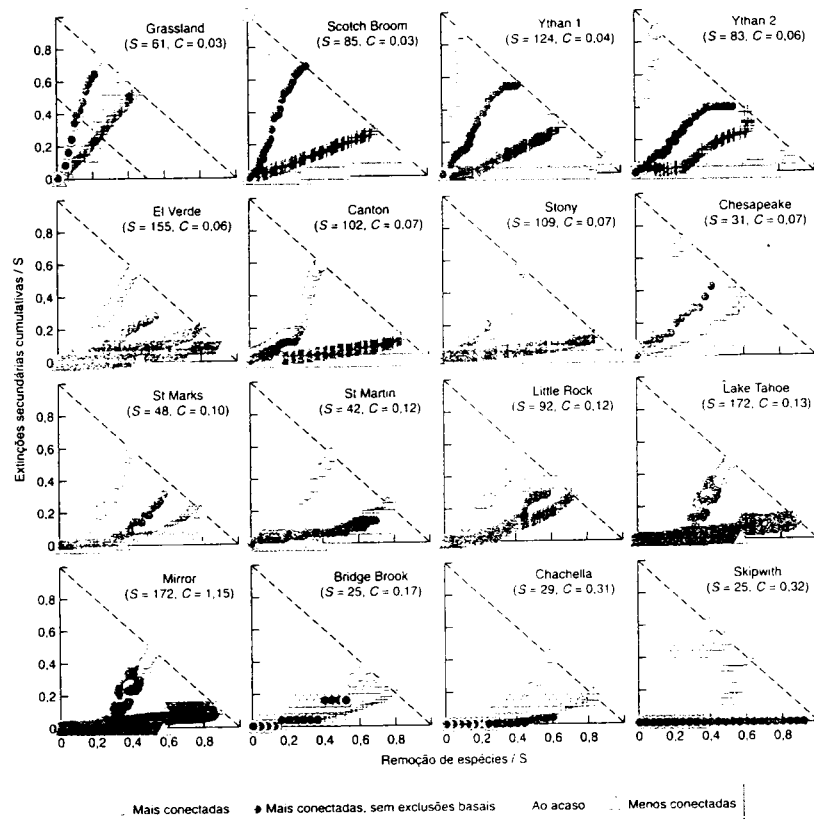



FIGURA 20.13 Efeito da remoção seqüencial de espécies sobre o número de extinções conseqüenciais ("secundárias") de espécies, como uma proporção do número total de espécies originalmente na teia, *S*, para cada uma das 16 teias alimentares descritas anteriormente. As quatro regras diferentes para a remoção de espécies são apresentadas a seguir. A robustez das teias (tendência em não sofrer extinções secundárias) aumentou com a sua conectância, *C* (coeficientes de regressão para as quatro regras: −0,62 [NS], 1,16 [$P < 0{,}001$], 1,01 [$P < 0{,}001$] e 0,47 [$P < 0{,}005$]). Globalmente, contudo, a robustez foi mais baixa, quando as espécies mais conectadas foram removidas em primeiro lugar, e mais alta, quando as espécies menos conectadas foram removidas primeiro. As origens das teias são descritas em Dunne e colaboradores. (2002) (segundo Dunne *et al.*, 2002).

basais até os predadores-topo. As variações no número de ligações têm sido geralmente investigadas pelo exame de *cadeias alimentares*, definidas como seqüências que vão desde uma espécie basal até outra espécie que a consome, outra espécie que se alimenta da segunda e assim por diante, até o predador-topo (do qual nenhuma outra espécie se alimenta). Isto não significa que as comunidades são organizadas como cadeias lineares (em oposição às teias mais difusas); preferivelmente, as cadeias individuais são identificadas simplesmente como um meio de tentar quantificar o número de ligações. O comprimento da cadeia alimentar tem sido definido de diferentes maneiras (Post, 2002), sendo usado, às vezes, para descrever o número de espécies na cadeia, e, às vezes (como aqui), o número de ligações. Por exemplo, iniciando com a espécie basal 1 na Figura 20.14, podemos trilhar quatro rotas tróficas possíveis, passando pela espécie 4 até um predador-topo: 1-4-11-12, 1-4-11-13, 1-4-12 e 1-4-13. Isto estabelece quatro comprimentos de cadeias alimentares: 3, 3, 2 e 2. A Figura 20.14 arrola um total de 21 cadeias adicionais, começando pelas espécies basais 1, 2 e 3. A média dos comprimentos de todas as cadeias alimentares possíveis é 2,32. O acréscimo de um a esta média nos dá o número de níveis tróficos que podem ser atribuídos à teia alimentar. Quase todas as comunidades descritas possuem entre dois e cinco níveis tróficos, sendo que a maioria tem três ou quatro. O que estabelece o limite no comprimento da cadeia alimentar? E como podemos explicar as variações em comprimento?

Ao fazer estas perguntas, nos ajustamos a um viés que permeia as investigações do comprimento de cadeias alimentares – um viés a favor de predadores e contra parasitos. Portanto, quando uma cadeia alimentar é descrita como tendo quatro níveis tróficos, estes seriam tipicamente um vegetal, um herbívoro, um predador que se alimenta do herbívoro e um predador-topo que se alimenta do predador intermediário. Admitindo uma águia como predador-topo, mesmo sem fazer coleta de dados, é quase certo que ela seja atacada por parasitos (talvez pulgas), que são atacadas por patógenos. Porém, convencionou-se descrever a cadeia com quatro níveis tróficos. Realmente, nas descrições

Cadeias alimentares máximas

1	4	11	12		2	4	11	12		3	7	12	
1	4	11	13		2	4	11	13		3	7	13	
1	4	12			2	4	12			3	8	12	
1	4	13			2	4	13			3	8	13	
1	5	11	12		2	5	11	12		3	9	12	
1	5	11	13		2	5	11	13		3	9	13	
1	5	12			2	5	12			3	10	13	
1	5	13			2	5	13						
1	6	12			2	6	12						

FIGURA 20.14 Matriz de uma comunidade de um costão rochoso exposto entre-marés, no estado de Washington, EUA. São indicadas as rotas de todas as possíveis cadeias alimentares máximas. 1 = detrito; 2 = plâncton; 3 = algas bentônicas; 4 = balanídeos; 5 = *Mytilus edulis*; 6 = *Pollicipes*; 7 = quitons; 8 = lapas; 9 = *Tegula*; 10 = *Littorina*; 11 = *Thais*; 12 = *Pisaster*; 13 = *Leptasterias* (segundo Briand, 1983).

de teias alimentares, em geral, dedica-se pouca atenção aos parasitos. Sem dúvida, esta negligência terá de ser retificada (Thompson *et al.*, 2005).

20.4.1 Produtividade? Espaço produtivo? Ou simplesmente espaço?

Há muito se argumenta que as considerações energéticas limitam o número de níveis tróficos que um ambiente pode sustentar. Da energia radiante que chega à Terra, apenas uma pequena fração é fixada pela fotossíntese e fica disponível como alimento vivo para os herbívoros ou como alimento morto para detritívoros. Na verdade, a quantidade de energia disponível para o consumo é consideravelmente inferior à fixada pelas plantas, devido ao trabalho realizado por estas (no crescimento e manutenção) e por causa das perdas ocasionadas por ineficiências em todos os processos de conversão de energia (ver Capítulo 17). Conseqüentemente, cada elo trófico entre os heterótrofos é caracterizado pelo mesmo fenômeno: no máximo de 50%, às vezes tão somente 1% e tipicamente cerca de 10% da energia consumida em um nível trófico fica disponível como alimento para o nível seguinte. Portanto, o padrão observado de somente três ou quatro níveis tróficos poderia manifestar-se simplesmente porque uma população viável de predadores em um nível trófico adicional não poderia ser sustentada pela energia disponível.

As mais óbvias previsões testáveis provenientes desta hipótese são: primeiro, sistemas com maior produtividade primária (p. ex., em latitudes mais baixas) deveriam ser capazes de sustentar um número maior de níveis tróficos; segundo, sistemas em que a energia é transferida mais eficientemente (p. ex., baseados em insetos, em vez de vertebrados) deveriam ter também mais níveis tróficos. No entanto, essas previsões têm recebido pouco apoio dos sistemas naturais. Por exemplo, em uma análise de 32 publicações de teias alimentares em hábitats que abrangiam desde desertos e florestas até lagos árticos e mares tropicais, não foi encontrada diferença no comprimento de cadeias alimentares, quando 22 teias de hábitats com produtividades baixas (menos do que 100 g de carbono m^{-2} ano^{-1}) foram comparadas com 10 teias de hábitats com produtividades altas (mais do que 1.000 g m^{-2} ano^{-1}). O comprimento médio das cadeias alimentares foi 2,0 em ambos os casos (Briand e Cohen, 1987). Com o mesmo propósito, Schoen e colaboradores (1991) realizaram um levantamento de 95 teias dominadas por insetos, revelando, em primeiro lugar, que as cadeias alimentares em teias tropicais não eram mais longas do que aquelas provenientes de situações temperadas e desérticas menos produtivas (presumivelmente). Este estudo mostrou também que as cadeias alimentares compostas de insetos não eram mais longas do que as formadas por vertebrados.

Por outro lado, alguns estudos, em uma escala muito menor (p. ex., em um grupo de riachos; Townsend *et al.*, 1998),

ou em que a disponibilidade de recursos foi manipulada experimentalmente, têm mostrado que o comprimento da cadeia alimentar decresce com a diminuição da produtividade, especialmente quando os decréscimos representam produtividade abaixo de aproximadamente 10 g de carbono m^{-2} ano^{-1} (Post, 2002). Por exemplo, em um experimento em que se usaram recipientes cheios de água, de modo análogo aos orifícios naturais de árvores, uma redução de 10 ou 100 vezes do nível "natural" de entrada de energia (folhiço) diminuiu o comprimento da cadeia alimentar máxima em um elo, porque nesta comunidade simples de mosquitos, mosquitos-pólvora, besouros e ácaros, o principal predador – um quironomídeo (*Anatopynia pennipes*) – geralmente não estava presente nos hábitats menos produtivos (Jenkins *et al.*, 1992). Isto sugere que o argumento da produtividade simples pode realmente ser aplicado nos ambientes menos produtivos (os desertos mais improdutivos, as partes mais profundas das cavernas). Entretanto, provavelmente seja difícil provar isto, uma vez que há outras razões para esperar que os predadores-topo não estejam presentes em tais ambientes (seu tamanho, seu isolamento, etc.; Post, 2002).

De fato, o argumento da produtividade simples pode ter sido malcolocado em primeiro lugar: o que importa em uma comunidade ecológica não é a energia disponível por unidade de área, mas a energia *total* disponível, isto é, a produtividade por unidade de área multiplicada pelo esforço (ou volume) ocupado pelo ecossistema – a hipótese do "espaço produtivo" (Schoener, 1989). Por exemplo, um hábitat isolado e muito pequeno, não importando o quanto ele seja localmente produtivo, improvavelmente forneça energia suficiente para populações viáveis em níveis tróficos mais elevados. Vários estudos parecem apoiar a hipótese do espaço produtivo, em que o número de níveis tróficos é correlacionado positivamente com a energia total disponível – a Figura 20.15a mostra um exemplo. Por outro lado, as raras tentativas feitas para determinar as contribuições separadas do tamanho do ecossistema e produtividade local têm detectado um efeito do tamanho, mas não da produtividade (p. ex., Figura 20.15b).

Resultados como estes podem indicar que a energia total é realmente importante, mas é muito mais dependente do tamanho do ecossistema do que a produtividade por unidade de área. Porém, eles podem significar, alternativamente, que o tamanho do ecossistema afeta o comprimento da cadeia alimentar por alguns outros meios e a energia disponível não tem efeito detectável (Post, 2002). Uma possibilidade é que o tamanho do ecossistema afeta a riqueza em espécies (isto certamente acontece assim – ver Capítulo 21) e teias mais ricas tendem a sustentar cadeias mais longas. Não é surpresa que a riqueza e o comprimento da cadeia tendem a estar associados. Um desafio importante é desvendar a causalidade a partir dessa correlação.

Se a energia disponível em última análise não tem efeito sobre o comprimento da cadeia alimentar, talvez seja preciso ter em mente que a riqueza em espécies em geral é significativamente mais alta em regiões produtivas (ver capítulo 21) e

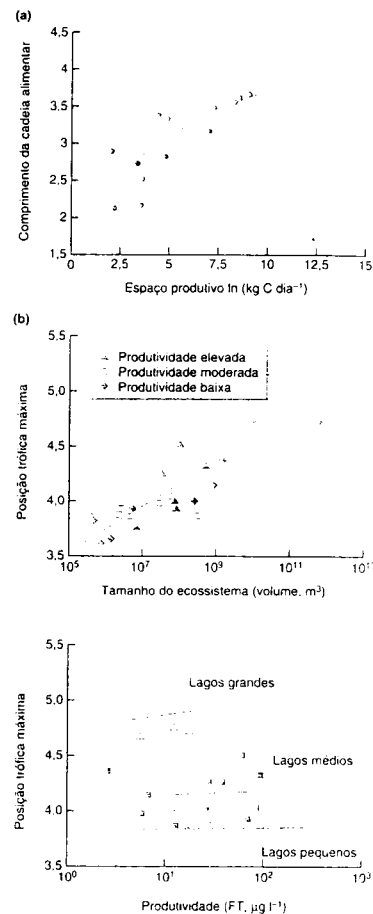



FIGURA 20.15 (a) O comprimento da cadeia alimentar (CCA) aumenta com o espaço produtivo, para as teias alimentares de 14 lagos em Ontário e Quebec; espaço produtivo (EP) = produtividade x área do lago: CCA = 2,94 $PS^{0,21}$, r^2 = 0,48 (segundo Vander Zanden *et al.*, 1999). (b) Relações entre posição trófica máxima e tamanho do ecossistema (acima) ou produtividade (abaixo), para 25 lagos no nordeste da América do Norte. A posição trófica máxima aumentou nitidamente com o tamanho do ecossistema, independentemente se a produtividade fosse baixa (2-11 µg L^{-1} de fósforo total [FT]), moderada (11-30 µg L^{-1} de FT) ou elevada (30-250 µg L^{-1} de FT). No entanto, quando lagos pequenos (3 x 10^5 a 3 x 10^7 m^3), médios (3 x 10^7 a 3 x 10^9 m^3) ou grandes (3 x 10^9 a 3 x 10^{12} m^3) foram examinados separadamente, a posição trófica máxima não variou com a produtividade. A posição trófica máxima é a posição trófica (CCA + 1) da espécie com a posição trófica média mais alta em cada uma das teias alimentares dos lagos (segundo Post *et al.*, 2000).

que, provavelmente, cada comunidade se alimenta de uma gama apenas limitada de espécies de um nível trófico inferior. Portanto, a quantidade de energia que flui para cima através de uma única cadeia alimentar em uma região produtiva (com uma grande quantidade de energia, mas dividida em muitos subsistemas), pode não ser muito diferente da que flui para cima através de uma única cadeia alimentar em uma região improdutiva (dividida em menos subsistemas).

20.4.2 Fragilidade dinâmica de redes tróficas modeladas

Uma outra idéia popular é a de que o comprimento das cadeias alimentares é limitado pela diminuição da estabilidade (especialmente a resiliência) de cadeias mais longas. Podemos então esperar cadeias alimentares mais curtas em ambientes sujeitos a distúrbio maior, onde somente as cadeias mais estáveis podem subsistir. Em especial, quando Pimm e Lawton (1977) examinaram modelos de Lotka-Volterra de quatro espécies diferentemente estruturados (Figura 20.16a), as teias com mais níveis tróficos se recuperaram, após uma perturbação, em tempos muito mais longos do que aquelas com menos níveis. Já que sistemas menos resilientes têm menor probabilidade de subsistir em um ambiente inconstante, pode-se argumentar que, na natureza, só se encontrarão habitualmente sistemas com poucos níveis tróficos. Contudo, esses modelos apresentam autolimitação (efetivamente, competição intra-específica) apenas no nível trófico mais baixo; o comprimento da cadeia alimentar e a proporção de espécies autolimitadas foi, por isso, confundida (Figura 20.16a). Quando uma gama mais ampla de teias alimentares foi examinada, com a autolimitação distribuída mais sistematicamente (Figura 20.16b-e) (Sterner *et al.*, 1997a), constatou-se um *aumento* fraco, mas significativo, na estabilidade em cadeias alimentares mais longas, quando o número de espécies e o número de espécies autolimitadas as mantiveram constantes. Em geral, não há um caso convincente em que a fragilidade dinâmica afete significativamente o comprimento de cadeias alimentares.

20.4.3 Restrições à morfologia e comportamento dos predadores

Podem haver também restrições evolutivas à anatomia ou ao comportamento de predadores, que limitam os comprimentos de cadeias alimentares. Para alimentar-se de uma presa de um determinado nível trófico, um predador deve ter um tamanho suficiente, deve ser suficientemente ágil e suficientemente feroz para efetuar a captura. Em geral, os predadores são maiores do que suas presas (embora isto não seja verdadeiro para os insetos pastejadores e os parasitos), e o tamanho corporal tende a aumentar (e a densidade a diminuir) nos níveis tróficos sucessivos (Cohen *et al.*, 2003). É bem possível que exista um limite acima do qual as restrições morfológicas

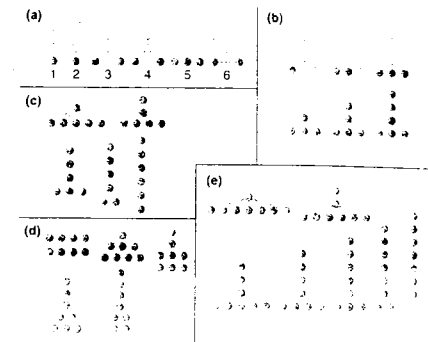



FIGURA 20.16 Conjunto de modelos de teias alimentares, cujas dinâmicas foram examinadas para determinar o efeito do comprimento da cadeia alimentar sobre a estabilidade, levando em conta variações no número de espécies e no número com autolimitação (◌). (a) Conjunto original examinado por Pimm e Lawton (1997). (b) Teias de seis espécies e quatro espécies, com graus variáveis de autolimitação. (c) Teias de seis espécies, de espécies autolimitadas, com números variáveis de níveis tróficos e espécies concentradas no nível basal. (d) Teias de oito espécies, de espécies autolimitadas, com números variáveis de níveis tróficos e espécies dispersadas entre os níveis. (e) Teias de oito espécies, de espécies autolimitadas, com números variáveis de níveis tróficos e espécies concentradas no nível basal (segundo Sterner *et al.*, 1997a).

excluam um outro elo na cadeia trófica. Não pode ser possível conceber um predador que seja, ao mesmo tempo, suficientemente rápido para capturar uma águia e suficientemente grande e feroz para matá-la.

Considere também a chegada a uma comunidade de uma nova espécie carnívora. Ela teria mais sucesso alimentando-se dos herbívoros ou dos carnívoros já existentes? Os herbívoros são mais abundantes e menos protegidos. A vantagem de alimentar-se em um nível baixo da cadeia alimentar pode ser facilmente observada. Naturalmente, se todas as espécies fizessem o mesmo, a competição se intensificaria e a busca de alimento em um nível superior da cadeia alimentar reduziria a competição. Porém, é difícil imaginar um predador-topo que se atenha religiosamente à regra que supõe que ele deve predar somente no nível trófico imediatamente inferior, em especial porque tais presas são provavelmente maiores, mais ferozes e mais raras do que as de níveis mais baixos. Globalmente, as explorações teóricas (Hastings e Conrad, 1979) sugerem que um comprimento de cadeia alimentar evolutivamente estável (que fosse ótimo para o ajuste do predador) seria em torno de dois (três níveis tróficos). No entanto, tais argumentos têm pouco a oferecer como explicação das variações no comprimento da cadeia alimentar.

Portanto, para nenhuma das nossas perguntas iniciais (ver página 595) há respostas completas. Provavelmente, as restrições aos predadores colocam algum limite superior geral

aos comprimentos de muitas cadeias alimentares. É provável que essas cadeias sejam atipicamente curtas em ambientes especialmente improdutivos. O comprimento da cadeia alimentar parece aumentar com aumentos no espaço produtivo, mas não está claro se isto representa uma associação com a energia total disponível em um ecossistema ou só com o tamanho do ecossistema – e se esta última for verdadeira, não está claro exatamente como o tamanho determina o comprimento da cadeia alimentar. As duas hipóteses estabelecidas há mais tempo – energia por unidade de área e fragilidade dinâmica – têm o menor apoio.

os dados simplesmente não são suficientemente

Finalmente, é importante observar que, como com a conectância, as estimativas do comprimento da cadeia alimentar são sensíveis ao grau de resolução taxonômica. Isto pode explicar por que muitas das teias documentadas mais recentemente têm comprimentos de cadeias mais longos do que a média, variando de cinco a sete (Hall e Raffaelli, 1993). Além disso, se uma rede grande bem-resolvida é simplificada progressivamente pela aglomeração de táxons (de uma maneira análoga aos estudos iniciais), a estimativa do comprimento da cadeia alimentar declina (Martinez, 1993). Claramente, existe uma necessidade de estudos com rigor científico de muito mais teias alimentares, antes que possam ser feitas generalizações aceitáveis.

20.4.4 Onivoria

Tecnicamente, um onívoro é um animal que obtém seu alimento de mais de um nível trófico. As compilações das primeiras descrições de redes tróficas indicavam que onívoros eram geralmente incomuns; isto apoiava expectativas a partir de modelos de comunidades simples, em que a onivoria era desestabilizadora (Pimm, 1982). Argumentava-se que, em casos de onivoria, as espécies intermediárias competem com as espécies de topo e são predadas por estas, tendo conseqüentemente pouca probabilidade de persistir por longo tempo. Um modelo mais complexo e realista incorpora a "onivoria do ciclo de vida", em que os diferentes estágios do ciclo de vida de uma espécie se alimentam de diferentes níveis tróficos, como quando os girinos são herbívoros e os sapos são carnívoros (Pimm e Rice, 1987). A onivoria do ciclo de vida também reduz a estabilidade, mas muito menos do que a onivoria de ciclos de vida com um único estágio. De modo intrigante, a onivoria não é desestabilizadora nos modelos controlados pelo doador, e os onívoros são comuns nas teias alimentares dos decompositores (Walter, 1987; Usio e Townsend, 2001; Woodward e Hildrew, 2002), às quais pode ser aplicada uma dinâmica controlada pelo doador.

De fato, um número crescente de estudos revela que a onivoria não é incomum, e que as primeiras indicações dessa raridade eram um artefato das teias apenas parcamente descritas (Polis e Strong, 1996; Winemiller, 1996). Sprules e Bowerman (1988), por exemplo, verificaram que a onivoria é comum em teias alimentares planctônicas de lagos glaciais da América do Norte, tendo identificado todo o seu zooplâncton em nível de espécie e encontrado teias muito mais fidedignas (Figura 20.17). Polis (1991) encontrou resultados similares em seu estudo detalhado de uma comunidade de areias de deserto. Além disso, estudos posteriores com modelagem abalaram a proposta que a onivoria é inerentemente desestabilizadora. O estudo de Dunne e colaboradores (2002) não detectou relação entre o nível de onivoria e a estabilidade de teias à remoção de espécies, e outros modelos indicam que a onivoria de fato pode estabilizar teias alimentares (McCann e Hastings, 1997). É sensato observar que estudos teóricos e empíricos são conduzidos para marchar em passos sucessivos, mas em sintonias completamente diferentes. Isto nos lembra que os dois tipos de estudo quase nunca podem ser tão bons quanto os pressupostos em que se baseiam.

20.4.5 Compartimentação

Uma teia alimentar é completamente compartimentada se for organizada em subunidades com interações intensas dentro delas e fracas entre elas. (Uma comunidade perfeitamente compartimentada possui só cadeias alimentares lineares.) As teias alimentares tendem a ser compartimentadas?

Não é surpreendente que, nos estudos em que as divisões de hábitats são maiores e inequívocas, haja uma clara tendência em compartimentar os hábitats. A Figura 20.18, por exemplo, mostra os resultados de um estudo clássico que descreve as principais interações dentro e entre três hábitats interconectados da Bear Island, no oceano Ártico (Summerhayes e Elton, 1923). Existe um número significativamente menor de interações entre os hábitats do que poderia ser esperado pelo acaso (Pimm e Lawton, 1980).

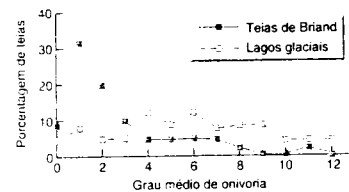



FIGURA 20.17 A prevalência da onivoria em lagos glaciais do nordeste da América do Norte (Sprules e Bowerman, 1988) é muito maior do que o observado no conjunto de teias alimentares de Briand (ver Figura 20.9a). O grau de onivoria de uma teia é quantificado pelo número de conexões fechadas de onivoria dividido pelo número de predadores de topo. Uma conexão fechada de onivoria aparece quando pode retroceder-se uma via trófica até uma presa localizada a mais de um nível trófico de distância, e a partir dessa presa se pode voltar ao predador por meio de, no mínimo, uma outra presa que ocupa um nível trófico intermediário.

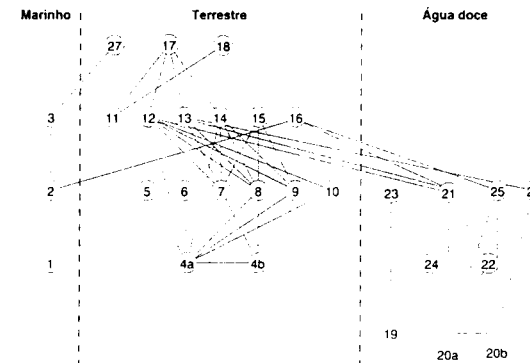



FIGURA 20.18 Principais interações dentro e entre três hábitats interconectados da Bean Island, no oceano Ártico. 1 = plâncton; 2 = animais marinhos; 3 = focas; 4a = plantas; 4b = plantas mortas; 5 = vermes; 6 = gansos; 7 = colêmbolos; 8 = dípteros; 9 = ácaros; 10 = himenópteros; 11 = aves marinhas; 12 = emberiza-das-neves; 13 = maçarico púrpura; 14 = ptármiga; 15 = aranhas; 16 = patos e mergulhões; 17 = raposa ártica; 18 = gaivota-rapineira e gaivota parda; 19 = algas planctônicas; 20a = algas bentônicas; 20b = matéria em decomposição; 21 = protozoários a; 22 = protozoários b; 23 = invertebrados a; 24 = dípteros; 25 = invertebrados b; 26 = microcrustáceos; 27 = urso polar (Segundo Pimm e Lawton, 1980).

Por outro lado, quando as divisões dos hábitats são mais sutis, a evidência em favor dos compartimentos é tipicamente escassa. Muito mais difícil ainda é estabelecer uma demonstração clara de compartimentos (ou a falta deles) *dentro* dos hábitats. Certamente, as primeiras análises sugeriam que as teias alimentares dentro dos hábitats eram tão compartimentadas como poderia ser esperado meramente por acaso (Pimm e Lawton, 1980; Pimm, 1982). Mais recentemente, contudo, foram obtidos avanços metodológicos promissores, no sentido de possibilitar a identificação de compartimentos dentro de teias maiores, especialmente quando a resolução taxonômica no interior da teia é alta e as forças de interações entre as espécies podem ser ponderadas (Krause *et al.*, 2002). É interessante o fato de que os métodos se apóiam fortemente em idéias oriundas da sociologia, em que o objetivo é identificar grupos pequenos dentro de uma sociedade mais ampla. Um exemplo disso é mostrado na Figura 20.19. Da mesma forma, uma perspectiva alternativa enfatiza que as teias alimentares, descritas como distintas em diferentes hábitats, podem muitas vezes estar ligadas por "subsídios espaciais" – fluxos cruciais de energia e materiais (Polis *et al.*, 1997) –, como, por exemplo, quando um peixe de lago, que normalmente preda outros peixes na teia alimentar pelágica (água aberta), muda para presas completamente diferentes na teia alimentar bentônica quando suas presas preferidas são escassas (Schindler e Scheurell, 2002). Isto é, o que pode parecer teias separadas são na realidade compartimentos dentro de uma teia maior.

Uma vez que não há um consenso de que as teias alimentares são mais compartimentadas do que o esperado por mero acaso, seria inapropriado argumentar que a compartimentação tem sido "favorecida" porque as teias compartimentadas persistem. Todavia, desde os primeiros estudos teóricos (p. ex., May, 1972), é consenso que as comunidades aumentam a estabilidade se forem compartimentadas, e é fácil observar por que pode ser assim. Em primeiro lugar, um distúrbio a uma teia compartimentada tende a ser contido dentro do compartimento perturbado, limitando a extensão geral dos efeitos na teia mais ampla. Além disso, contudo, os subsídios espaciais entre compartimentos tenderão a amortecer compartimentos individuais, contra os piores excessos dos distúrbios dentro deles. O peixe piscívoro do exemplo anterior pode mudar para o bentos, em vez de provocar a extinção das populações das suas presas preferidas, quando essas são raras. A aparente contradição entre estas duas justificativas das propriedades estabilizantes da compartimentação pode ser resolvida se salientarmos a primeira, na qual a teia aparentemente unificada é de fato uma série de compartimentos semi-separados, e a segunda, na qual teias aparentemente separadas são de fato unidas. Assim, pode ser que um grau intermediário de compartimentação seja o mais estável.

Este capítulo é encerrado com um tom que permeou grande parte dele: sugestivo, mas incerto. Contudo, progressos adicionais são essenciais. Uma resposta-padrão de ecólogos à pergunta do leigo "Qual o significado da perda de *tal* espécie?" é, corretamente, "Mas você deve também considerar os efeitos mais amplos de tal perda; a perda da espécie pode afetar toda a teia alimentar da qual ela faz parte". É necessário saber mais a respeito desses efeitos mais amplos.

Resumo

Neste capítulo, mudamos o foco para sistemas que comumente possuem ao menos três níveis tróficos e "muitas" espécies.

Descrevemos efeitos "inesperados" em teias alimentares, em que, por exemplo, a remoção de um predador pode determinar um decréscimo na abundância de presas.

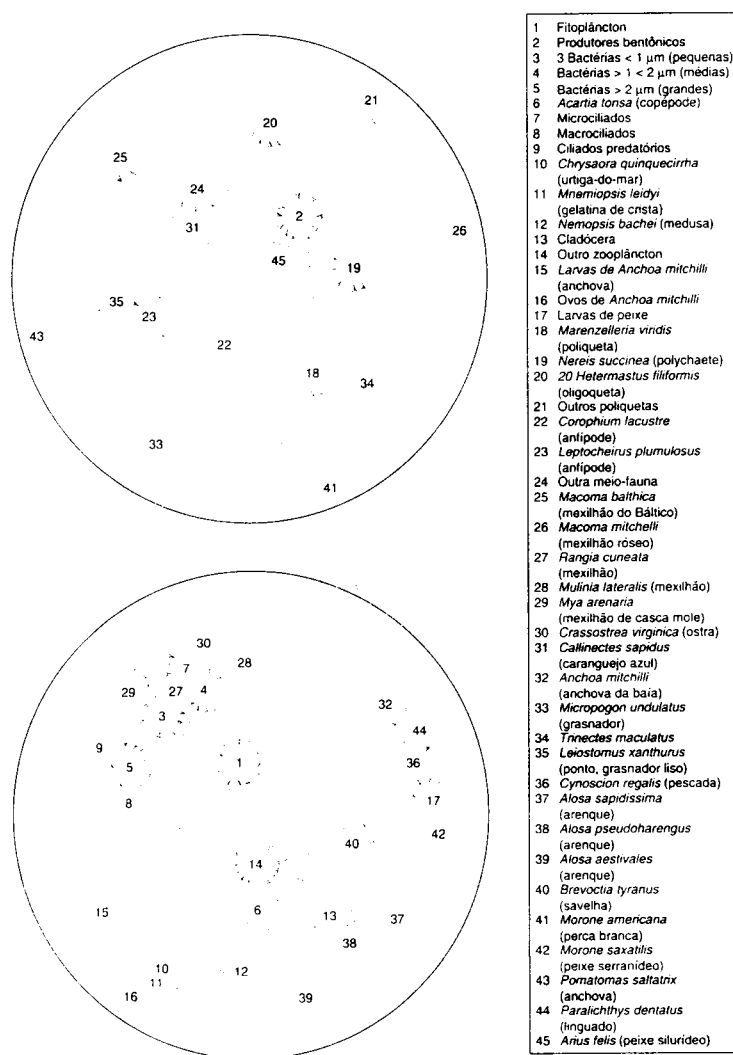



FIGURA 20.19 Representação dos resultados de uma análise de uma teia alimentar da Chesapeake Bay (ver também Figura 20.13), em que as interações entre os 45 táxons foram quantificadas, e os táxons distribuídos em compartimentos (o número de compartimentos não foi predeterminado), de tal maneira a maximizar o diferencial entre a conectância dentro dos compartimentos (neste caso, 0,0099) e aquele entre compartimentos (neste caso, 0,000087, mais do que duas ordens de grandeza mais baixa). As teias alimentares podem ser consideradas compartimentadas se tal diferencial for suficientemente grande. As setas representam as interações e apontam do predador para a presa: linhas contínuas, dentro dos compartimentos; linhas tracejadas, entre compartimentos (segundo Krause *et al.*, 2002).

A cascata trófica é o efeito indireto dentro da teia alimentar que tem recebido mais atenção. Discutimos as cascatas em sistemas com três e quatro níveis tróficos e questionamos se elas são igualmente comuns em todos os tipos de hábitats, destacando a necessidade de fazer uma distinção entre as cascatas no nível da comunidade e no nível da espécie. Foi questionado se as teias alimentares, ou tipos especiais de teia alimentar, são dominadas pelo controle de cima para baixo (cascata trófica) ou de baixo para cima. Após, definimos e discutimos a importância de espécies-chave.

Toda a comunidade ecológica pode ser caracterizada pela sua estrutura, sua produtividade e sua estabilidade temporal. São apresentados os diferentes significados de "estabilidade", distinguindo resiliência e resistência, estabilidade local e global, e fragilidade e robustez dinâmicas.

De acordo com a "sabedoria convencional", durante muitos anos, as comunidades mais complexas eram consideradas mais estáveis. Descrevemos os modelos matemáticos simples que, pela primeira vez, abalaram esta corrente de opinião. Mostramos como, em geral, têm sido ambíguos os efeitos da complexidade da teia alimentar sobre a estabilidade das populações em sistemas modelados, e, para as propriedades agregadas de comunidades modeladas como um todo, como a sua biomassa ou produtividade, a complexidade (especialmente a riqueza em espécies) tende a aumentar a estabilidade de maneira consistente.

Em comunidades reais, da mesma forma, a evidência é ambígua em nível de população, incluindo os estudos que examinam as relações entre riqueza em espécies e conectância e aqueles que manipulam experimentalmente a riqueza. Voltando ao nível de comunidade agregada como um todo, a evidência respalda de modo consistente a previsão de que o aumento da riqueza aumenta a estabilidade (diminui a variabilidade). No entanto, nessas considerações, destacamos a importância da natureza de uma comunidade (não simplesmente a riqueza), retornando à importância de espécies-chave.

São discutidas as limitações e os padrões no comprimento de cadeias alimentares. Examinamos a evidência segundo a qual o comprimento da cadeia alimentar é limitado pela produtividade, pelo "espaço produtivo" (produtividade combinada com o tamanho da comunidade) ou simplesmente pelo "espaço" – mas essa evidência não é conclusiva. Examinamos, igualmente, os argumentos segundo os quais o comprimento de cadeias alimentares é limitado pela fragilidade dinâmica (em última análise, não-convincente) ou por restrições à morfologia e ao comportamento dos predadores. Há uma evidente necessidade de estudos rigorosos de muito mais teias alimentares, antes que possam ser feitas generalizações aceitáveis.

Examinamos o esforço em ligar a prevalência da onivoria e seus efeitos sobre a estabilidade da teia alimentar. É destacado que nos primeiros trabalhos a onivoria era considerada rara e desestabilizadora, e os trabalhos recentes mostram que ela é comum e sem efeito consistente sobre a estabilidade.

Finalmente, perguntamos se as teias alimentares tendem a ser mais compartimentadas do que seria esperado pelo acaso. Como as divisões dos hábitats são sutis, a evidência de compartimentos é bastante pobre, havendo mesmo grande dificuldade em demonstrar a sua existência (ou a sua falta) dentro dos hábitats. No entanto, existe um consenso, a partir de estudos teóricos, de que as comunidades aumentam a estabilidade se elas são compartimentadas.

Capítulo 21
Padrões na Riqueza em Espécies

21.1 Introdução

A variação do número de espécies no tempo e no espaço é uma questão que intriga não apenas aos ecólogos, mas também a qualquer pessoa que observa e se interessa pelo mundo natural. Esta questão é interessante por si só, mas ela tem também importância prática. Cabe destacar que 44% das espécies vegetais e 35% das espécies de vertebrados (exceto os peixes) do mundo são endêmicas em 25 *hot spots* separados, que cobrem uma proporção pequena da superfície terrestre (Myers *et al.*, 2000). O conhecimento da distribuição espacial da riqueza em espécies é um pré-requisito para priorizar esforços de conservação tanto em larga escala (estabelecendo prioridades globais) como em escalas regional e local (estabelecendo prioridades nacionais). Este aspecto do planejamento da conservação será discutido na Seção 22.4.

É importante fazer a distinção entre *riqueza em espécies* (número de espécies presentes em uma unidade geográfica definida – ver Seção 16.2) e *biodiversidade*. O termo biodiversidade aparece com freqüência tanto nos meios de comunicação populares quanto na literatura científica, mas sua definição muitas vezes é ambígua. Na sua definição mais simplificada, a biodiversidade é apresentada como sinônimo de riqueza em espécies. A biodiversidade, no entanto, pode ser vista em escalas menores e maiores do que as espécies. Por exemplo, podemos incluir a diversidade genética dentro de espécies, reconhecendo o valor da conservação de subpopulações e subespécies geneticamente distintas. Acima do nível de espécie, podemos querer garantir que seja proporcionada uma proteção especial às espécies sem parentes próximos, de modo que a diversidade evolutiva total da biota do mundo seja mantida tão ampla quanto possível. Em uma escala ainda maior, podemos incluir na biodiversidade a multiplicidade de tipos de comunidades presentes em uma região – pântanos, desertos, estágios inicial e final de uma floresta em sucessão, e assim por diante. Assim, é bastante razoável que a "biodiversidade" em si tenha uma variedade de significados. Contudo, é necessário ser específico, se o termo precisa ter qualquer uso prático.

Neste capítulo, restringimos nossa atenção na riqueza em espécies, em parte devido à sua natureza fundamental, mas principalmente porque estão disponíveis muito mais dados sobre este aspecto da biodiversidade do que sobre qualquer outro. Três perguntas podem ser aqui formuladas. Por que algumas comunidades contêm mais espécies do que outras? Existem padrões ou gradientes de riqueza em espécie? Se a resposta for positiva, quais são as razões da existência desses padrões? Existem respostas plausíveis para as perguntas formuladas, mas essas respostas absolutamente não são conclusivas. No entanto, antes de ser uma frustração, isto representa um desafio para os ecólogos do futuro. Muito do fascínio da ecologia reside no fato de que muitos dos problemas são ruidosos, enquanto as soluções não o são. Veremos que um entendimento integral dos padrões na riqueza em espécies passa pelo conhecimento de todos os tópicos ecológicos tratados até agora neste livro.

Como em outras áreas da ecologia, a escala é uma característica superior nas discussões sobre riqueza em espécies: as explicações dos padrões geralmente apresentam componentes de escalas maiores e menores. Assim, o número de espécies que vivem sobre uma rocha em um rio refletirá as influências locais, tais como a gama de micro-hábitats proporcionados (sobre a superfície, em fendas e debaixo da rocha) e as conseqüências das interações das espécies (competição, predação, parasitismo). Contudo, as influências de natureza espacial e temporal em escala maior também serão importantes. Assim, a riqueza em espécies pode ser grande sobre a rocha porque o *pool* regional de espécies por si só é grande (no rio como um todo ou, em uma escala ainda maior, na região geográfica) ou porque houve um intervalo longo desde a última mudança de posição da rocha devido a uma cheia (ou após a última glaciação na região). Comparativamente, têm sido enfatizadas mais as questões ecológicas locais do que as regionais, estimulando Brown e Maurer (1989) a propor a *macroecologia* como uma subdisciplina da ecologia – para buscar explicitamente compreender a distribuição e a abundância em escala espacial e temporal grande. Os padrões geográficos na riqueza em espécies constituem o foco principal da macroecologia (por exemplo, Gaston e Blackburn, 2000; Blackburn e Gaston, 2003).

21.1.1 Quatro tipos de fatores que afetam a riqueza em espécies

fatores geográficos

A riqueza em espécies de uma comunidade pode estar relacionada a muitos fatores, os quais são de diferentes tipos. Em primeiro lugar, existem fatores que podem ser referidos genericamente como "geográficos", especialmente a latitude, a altitude e, em ambientes aquáticos, a profundidade. Esses fatores muitas vezes são correlacionados com a riqueza em espécies, conforme discutiremos abaixo, mas presumivelmente não podem ser considerados como agentes causais. Se a riqueza em espécies muda com a latitude, deve haver algum outro fator que mude com a latitude e que exerça um efeito direto sobre a comunidade.

fatores correlacionados com a latitude

Um segundo grupo de fatores mostra realmente uma tendência a correlacionar-se com a latitude (ou altitude ou profundidade), embora essas correlações não sejam perfeitas. Segundo o grau em que estejam correlacionados, estes fatores podem representar uma parte na explicação dos gradientes latitudinais e outros. Porém, por não estarem perfeitamente correlacionados, eles servem também para mascarar as relações ao longo de tais gradientes. Tais fatores incluem a variabilidade climática, a entrada de energia, a produtividade do ambiente e possivelmente a "idade" e a "severidade" do ambiente.

Um outro grupo de fatores varia geograficamente, mas completamente independente da latitude (ou altitude, localização insular ou profundidade). Por isso, eles tendem a mascarar ou impedir as relações entre riqueza em espécies e outros fatores. Isto é o que acontece com o grau de perturbação física que um hábitat experimenta, com o seu isolamento e com o grau de heterogeneidade física e química que o mesmo apresenta.

fatores bióticos

Finalmente, existe um grupo de fatores que correspondem a atributos biológicos de uma comunidade, mas que também exercem uma influência importante sobre a estrutura da comunidade da qual fazem parte. Entre esses fatores, destacam-se a intensidade de predação ou parasitismo de uma comunidade, a intensidade de competição, a heterogeneidade espacial ou arquitetônica gerada pelos próprios organismos e o *status* sucessional de uma comunidade. Esses fatores deveriam ser considerados "secundários", pois são conseqüências de influências externas à comunidade. De qualquer forma, todos eles podem desempenhar papéis salientes na formatação final da estrutura da comunidade.

Muitos destes fatores foram discutidos em capítulos anteriores (distúrbios e *status* sucessional no Capítulo 16 e competição, predação e parasitismo no Capítulo 19). Neste capítulo, continuamos a examinar as relações entre a riqueza em espécies e fatores dos quais se espera que exerçam uma influência direta. Em primeiro lugar, consideraremos os fatores cuja variação é principalmente espacial (produtividade, heterogeneidade espacial, severidade ambiental – Seção 21.3) e, após, aqueles cuja variação é principalmente temporal (variação climática e idade ambiental – Seção 21.4). Estaremos então em condições de considerar os padrões de riqueza em espécies relacionados à área do hábitat e ao isolamento (padrões insulares – Seção 21.5), antes de examinarmos os gradientes de riqueza em espécies relacionados à latitude, altitude, profundidade, sucessão e posição no registro fóssil (Seção 21.6). Na Seção 21.7, tomaremos um outro rumo, ao indagar se as variações de riqueza em espécies têm conseqüências para o funcionamento dos ecossistemas (por exemplo, produtividade, taxa de decomposição e ciclagem de nutrientes). Contudo, iniciaremos pela construção de um modelo teórico simples (de acordo com MacArthur [1972], provavelmente o maior macro-ecólogo, embora ele não tenha utilizado este termo) que nos auxilie a refletir sobre as variações da riqueza em espécies.

21.2 Um modelo simples de riqueza em espécies

Para tentar entender os determinantes da riqueza em espécies, é conveniente iniciar com um modelo simples. Suponha, por simplicidade, que os recursos disponíveis para uma comunidade possam ser descritos como um *continuum* unidimensional que abrange R unidades de comprimento (Figura 21.1). Cada espécie usa apenas uma porção desse *continuum* do recurso, e essas porções definem as *larguras dos nichos* (n) das distintas espécies: a largura média do nicho dentro da comunidade é $\bar{n}$. Alguns destes nichos se sobrepõem e as sobreposições entre espécies adjacentes podem ser medidas por um valor o. A sobreposição média dos nichos dentro da comunidade é então $\bar{o}$. Com este simples cenário, é possível ponderar por que algumas comunidades contêm mais espécies do que outras.

Em primeiro lugar, para dados valores de $\bar{n}$ e $\bar{o}$, uma comunidade conterá mais espécies quanto maior for o valor de R, isto é, quanto maior a gama de recursos (Figura 21.1a). Isso é verdadeiro quando a comunidade é dominada pela competição e as espécies "repartem" os recursos (ver Seção 19.2). Porém, também será presumivelmente verdadeiro quando a competição for relativamente de pouca importância. Espectros mais amplos de recursos fornecem os meios para a existência de uma gama mais ampla de espécies, independentemente se elas interagem ou não entre si.

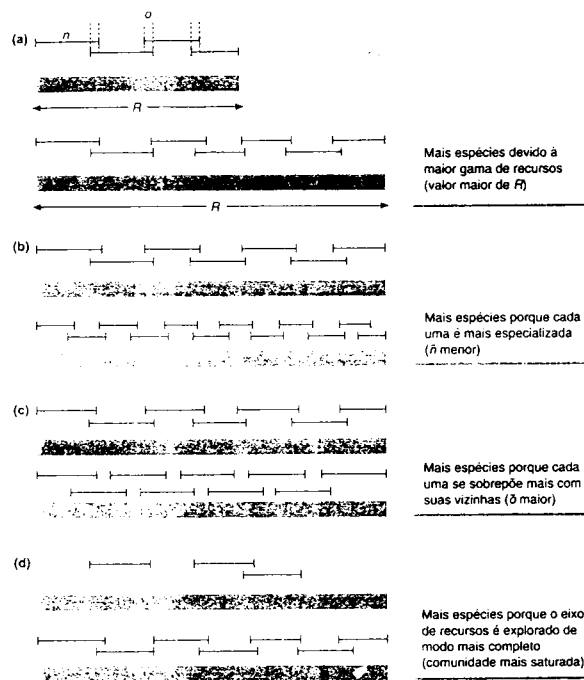



FIGURA 21.1 Um modelo simples de riqueza em espécies. Cada espécie utiliza uma porção n dos recursos disponíveis (R), sobrepondo-se com espécies adjacentes em um grau o. Em uma comunidade pode haver mais espécies do que em outra (a) por causa de uma grande quantidade de recursos (valor maior de R), (b) porque cada espécie é mais especializada ($\bar{n}$ médio menor), (c) porque cada espécie se sobrepõe mais com suas vizinhas ($\bar{o}$ médio maior) ou (d) porque a dimensão do recurso é explorada de modo mais completo (segundo MacArthur, 1972).

Em segundo lugar, para uma determinada gama de recursos, existirão mais espécies se $\bar{n}$ for menor, isto é, se as espécies forem mais especializadas no uso dos recursos (Figura 21.1b).

Alternativamente, se as espécies se sobrepõem em maior grau na sua utilização dos recursos (maior valor de $\bar{o}$), então, um número maior delas pode coexistir ao longo do mesmo *continuum* de recursos (Figura 21.1c).

Finalmente, uma comunidade conterá mais espécies quanto mais saturada ela for; ao contrário, ela conterá menos espécies quanto mais inexplorado for o *continuum* de recursos (Figura 21.1d).

21.2.1 Relação entre riqueza em espécies local e regional

Uma maneira de estimar o grau em que as comunidades estão saturadas de espécies é por meio da relação entre a riqueza em espécies local (estimada em uma escala espacial, em que todas as espécies da comunidade podem se encontrar) e a riqueza em espécies regional (número de espécies no *pool* regional que teoricamente pode colonizar a comunidade). A riqueza em espécies local às vezes é referida como riqueza α (ou diversidade α) e a riqueza em espécies regional como riqueza γ. Se as comunidades estiverem saturadas de espécies (isto é, os espaços dos nichos estão totalmente utilizados), a riqueza local alcançará uma assíntota na sua relação com a riqueza regional (Figura 21.2a). Este parece ser o caso das comunidades de formigas habitantes do solo estudadas por Soares e colaboradores (2001) (Figura 21.2b). Para grupos de plantas aquáticas e terrícolas, peixes, mamíferos e parasitos têm sido descritos padrões similares, embora padrões sem saturação sejam observados com freqüência para diversos táxons, incluindo peixes (Figura 21.2c), insetos, aves, mamíferos, répteis, moluscos e corais (revisão de Srivastava, 1999). Parcelas de riqueza regional local proporcionam uma ferramenta adequada para tratar o tema da saturação de comunidades, mas elas devem ser utilizadas com cautela. Loreau (2000), por exemplo, salientou que a natureza da relação depende da maneira como a riqueza total (γ) está repartida entre riqueza dentro das comunidades (α) e riqueza entre comunidades (β). E como as diferentes comunidades se distinguem umas das outras é uma questão de escala. Em outras palavras, é possível que os pesquisadores incluam erroneamente dentro de uma comunidade vários hábitats que deveriam ser considerados como comunidades diferentes ou, alternativamente, eles

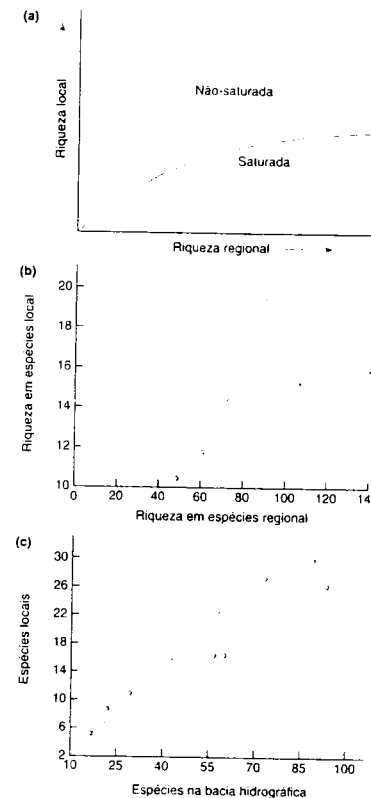



FIGURA 21.2 (a) Em uma comunidade saturada, espera-se que a riqueza local aumente com níveis muito baixos de riqueza regional, mas que rapidamente alcance um limite superior. Em uma comunidade não-saturada, por outro lado, espera-se que a riqueza local seja uma proporção constante da riqueza regional (segundo Srivastava, 1999). (b) Relação assintótica entre a riqueza local de comunidades de formigas habitantes da serrapilheira de parcelas de 1 m², em 10 fragmentos florestais no Brasil, em relação ao tamanho do *pool* regional de espécies (admitido ser o número total de espécies no fragmento florestal em questão) (segundo Soares *et al.*, 2001). (c) Relação não-assintótica entre riqueza em espécies local (número registrado por áreas de tamanhos iguais de um leito de rio) e *pools* regionais de espécies (número de espécies presentes em toda a bacia hidrográfica da qual a amostra foi retirada) (segundo Rosenzweig e Ziv, 1999).

podem estudar comunidades locais empregando uma escala inapropriadamente pequena (por exemplo, no estudo de Soares et al. [2001] sobre formigas habitantes do solo, é possível que as parcelas de 1 m² sejam demasiadamente pequenas para enquadrarem-se na categoria de comunidades "locais").

21.2.2 Interações de espécies e o modelo simples de riqueza em espécies

Podemos também considerar a relação entre o modelo da Figura 21.1 e dois tipos importantes de interações de espécies descritos em capítulos anteriores – competição interespecífica e predação (ver especialmente o Capítulo 19). Se uma comunidade é dominada pela competição interespecífica, provavelmente os recursos são totalmente explorados. A riqueza em espécies dependerá então da gama de recursos disponíveis, do grau em que as espécies são especialistas e do grau permitido de sobreposição de nichos (ver Figura 21.1a-c).

A predação, por outro lado, é capaz de exercer efeitos contrastantes. Em primeiro lugar, sabemos que os predadores podem excluir certas espécies de presas; na ausência dessas espécies, é possível que a comunidade não seja completamente saturada, no sentido de que alguns recursos disponíveis podem estar inexplorados (ver Figura 21.1d). Dessa maneira, a predação pode reduzir a riqueza em espécies. Em segundo lugar, contudo, a predação pode tender a manter as espécies abaixo de sua capacidade de suporte durante grande parte do tempo, reduzindo a intensidade e a importância da competição interespecífica direta por recursos. Isso pode permitir então muito mais sobreposições de nichos e uma riqueza em espécies maior do que em uma comunidade dominada pela competição (ver Figura 21.1c). Finalmente, a predação pode gerar padrões de riqueza similares aos produzidos pela competição quando as espécies de presas competem por "espaço livre de inimigos" (ver Capítulo 8). Tal "competição aparente" indica que a invasão e a coexistência estável de presas são favorecidas pelo fato de as presas serem suficientemente diferentes de outras espécies de presas já presentes. Em outras palavras, poderia haver um limite à similaridade das presas que podem coexistir (equivalente aos supostos limites à similaridade de competidores coexistentes).

21.3 Fatores que variam espacialmente e influenciam a riqueza em espécies

21.3.1 Produtividade e riqueza em espécies

Nos caso dos vegetais, a produtividade pode depender do nutriente ou da condição que é mais limitante para o

crescimento (tema tratado em detalhe no Capítulo 17). Em termos gerais, a produtividade do ambiente de animais segue as mesmas tendências da do ambiente de vegetais, ambas como resultado das mudanças dos níveis de recursos na base da cadeia alimentar e das mudanças de condições críticas, tal como a temperatura.

Se a produtividade mais alta está correlacionada como uma gama mais ampla de recursos disponíveis, então isso provavelmente levará a um aumento da riqueza em espécies (ver Figura 21.1a). Contudo, um ambiente mais produtivo pode conter uma taxa mais alta de suprimento de recursos, mas não uma variedade maior de recursos. Isso poderia determinar um número maior de indivíduos por espécie, em vez de um aumento do número de espécies. Alternativamente outra vez, mesmo que a diversidade geral de recursos permaneça inalterada, é possível que recursos raros em um ambiente improdutivo se tornem suficientemente abundantes para permitir a existência de espécies adicionais em um ambiente produtivo, porque espécies mais especializadas podem ser ajustadas (Figura 21.1b).

Em geral, então, podemos esperar que a riqueza em espécies aumente com a produtividade – uma asserção que é apoiada por uma análise da riqueza em espécies de árvores na América do Norte em relação a uma medida bruta da energia ambiental disponível, a evapotranspiração *potencial* (PET, *potential evapotranspiration*): a quantidade de água que é evaporada ou transpirada por uma superfície saturada (Figura 21.3a). Entretanto, enquanto a energia (calor e luz) é necessária para o funcionamento das plantas, estas também dependem criticamente da disponibilidade real de água; a energia e a água disponíveis inevitavelmente interagem, pois as entradas mais altas de energia provocam um aumento da evapotranspiração e uma demanda maior por água (Whittaker *et al.*, 2003). Assim, em um estudo com árvores no sul da África, a riqueza em espécies cresceu com a disponibilidade de água (precipitação anual), mas primeiro aumentou e depois diminuiu com a energia disponível (PET) (Figura 21.3b). Mais adiante nesta seção, apresentaremos e discutiremos outras relações em forma de "domo".

Quando o tipo de trabalho realizado na América do Norte (Figura 21.3a) foi estendido a quatro grupos de vertebrados, verificou-se que a riqueza em espécies estava correlacionada até um certo ponto com a própria riqueza em espécies de árvores. Contudo, as melhores correlações foram obtidas com a PET (Figura 21.4). Por que a riqueza em espécies animais estaria correlacionada positivamente com a energia atmosférica bruta? Não se sabe a resposta exata, mas é possível argumentar que, para um animal ectotérmico, tal como um réptil, o calor atmosférico adicional aumentaria a ingestão e utilização de recursos alimentares. Já para um animal endotérmico, como uma ave, o calor adicional representaria menos gasto de recursos para manter a temperatura corporal e mais disponibilidade para o crescimento e a reprodução. Em ambos os casos, então, isso pode provocar o crescimento individual e populacional mais rápido, e, assim, populações maiores. Por isso, os locais mais quentes podem permitir a persistência de espécies com nichos mais estreitos e, portanto, é possível que tais ambientes suportem um total de espécies maior (ver Figura 21.1b) (Turner *et al.*, 1996).

(b)

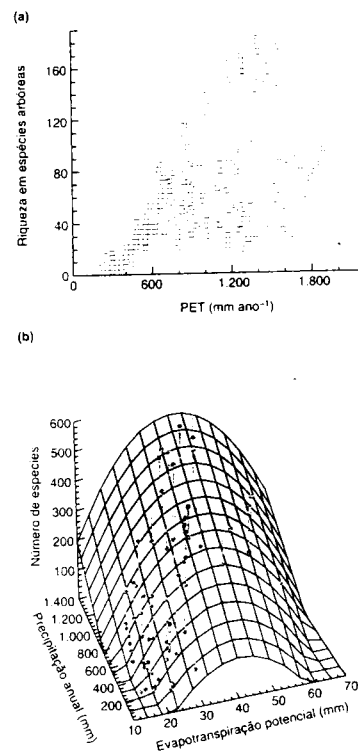



FIGURA 21.3 (a) Riqueza em espécies arbóreas na América do Norte, ao norte da fronteira mexicana (onde o continente foi dividido em 336 parcelas segundo as linhas de latitude e longitude), em relação à evapotranspiração potencial (PET) (segundo Currie e Paquin, 1987; Currie, 1991). (b) Riqueza em espécies arbóreas no sul da África (em células de 25.000 km²) em função da precipitação anual e da PET. A superfície descreve o modelo de regressão entre riqueza em espécies, precipitação anual e PET, e os traços verticais indicam a variação residual associada com cada ponto de dados (segundo Whittaker *et al.*, 2003; dados de O'Brien, 1993).

Às vezes, parece que há uma relação direta entre a riqueza em espécies animais e a produtividade vegetal. Este foi o caso, por exemplo, na relação entre a riqueza em espécies de aves e a média anual da produtividade primária líquida na África do Sul (van Rensburg *et al.*, 2002). Nos casos dos roedores granívoros e das formigas granívoras nos desertos do sudoeste dos EUA, Brown e Davidson (1977) registraram correlações altamente positivas entre riqueza em espécies e precipitação. Em regiões áridas, já se comprovou amplamente que a precipitação média anual está intimamente relacionada à produtividade vegetal e, portanto, à quantidade de sementes disponíveis. É especialmente notável que, em locais ricos em espécies, as comunidades continham mais espécies de formigas muito grandes (que consomem sementes grandes) e mais espécies de formigas muito pequenas (que consomem sementes pequenas) (Davidson, 1977). Parece que a gama de tamanhos das sementes é maior nos ambientes mais produtivos (ver Figura 21.1a) ou a abundância de sementes torna-se suficiente para manter espécies consumidoras adicionais com nichos mais estreitos (ver Figura 21.1b).

FIGURA 21.4 Riqueza em espécies de (a) aves, (b) mamíferos, (c) anfíbios e (d) répteis, na América do Norte, em relação à evapotranspiração potencial (segundo Currie, 1991).

Por outro lado, o aumento de diversidade com a produtividade não é absolutamente uma regra universal, conforme foi observado no único experimento de Parkgrass, iniciado em 1856 em Rothamstead, Inglaterra (ver Seção 16.2.1). Uma pastagem de 3,2 ha foi dividida em 20 parcelas, duas das quais serviram como controles e as demais receberam tratamento com fertilizantes uma vez por ano. Enquanto áreas não-fertilizadas permaneceram essencialmente inalteradas, as áreas fertilizadas exibiram um declínio progressivo da riqueza em espécies (e diversidade).

Tais declínios, aos quais Rosenzweig (1971) referiu-se como "paradoxo do enriquecimento", têm sido há muito reconhecidos. Uma explicação possível para o paradoxo é que a produtividade elevada leva a taxas altas de crescimento populacional, causando a extinção de algumas das espécies presentes devido a uma conclusão rápida de toda exclusão competitiva potencial. Em produtividade mais baixa, é mais provável que o ambiente mude antes de ser alcançada a exclusão competitiva. Em diversos outros estudos sobre comunidades vegetais (revisados por Cornwell e Grubb, 2003), tem sido constatada uma associação entre produtividade alta e riqueza em espécies baixa.

Talvez não seja surpresa que muitos estudos demonstrem um aumento e uma diminuição da riqueza com a produtividade crescente – isto é, a riqueza em espécies pode ser mais alta em níveis intermediários de produtividade. A riqueza em espécies é baixa em produtividades mais baixas por causa de uma escassez de recursos, mas também diminui em produtividades mais altas em que as exclusões competitivas apressam-se para a sua conclusão. Por exemplo, exis-

tem curvas em domo quando a riqueza em espécies de roedores de deserto é relacionada à precipitação (e, logo, à produtividade) ao longo de um gradiente em Israel (Abramsky e Rosenzweig, 1983), quando a riqueza em espécies de plantas da Europa central é relacionada ao suprimento de nutrientes do solo (Cornwell e Grubb, 2003) e quando a riqueza em espécies de diversos grupos taxonômicos é relacionada à produtividade primária bruta nas zonas aquáticas abertas de lagos da América do Norte (Figura 21.5a). Mediante uma análise de uma ampla gama de tais estudos, constata-se que quando foram comparadas comunidades do mesmo tipo geral (por exemplo, pradaria de ervas altas), mas diferentes em produtividade (Figura 21.5b), uma relação positiva foi o achado mais comum em estudos animais (com um número considerável de relações em domo e negativas). Já para as plantas, as relações em domo foram mais comuns, com números menores de relações positivas e negativas (e ainda algumas curvas em forma de U não-explicadas). Em 150 locais de terras úmidas na Europa, diferentes quanto ao tipo de nutriente limitante da produtividade (nitrogênio e fósforo ou potássio), Venterink e colaboradores (2003) estimaram a relação entre riqueza em espécies e produtividade vegetal. Eles encontraram padrões em forma de domo em locais limitados por nitrogênio e fósforo, mas a riqueza em espécies declinou monotonicamente com a

FIGURA 21.5 (a) Riqueza em espécies de diversos grupos taxonômicos em lagos da América do Norte em relação à produtividade primária bruta (PPB), com ajuste das linhas de regressão quadráticas (todas significantes para P < 0,01) (segundo Dodson *et al.*, 2000). (b) Porcentagem de estudos publicados sobre plantas e animais, mostrando diversos padrões de relação entre riqueza em espécies e produtividade (segundo Mittelbach *et al.*, 2001).

produtividade em locais limitados pelo potássio. Claramente, o aumento da produtividade pode levar, e assim o faz, ao aumento ou decréscimo da riqueza em espécies – ou a ambos.

A produtividade freqüentemente, talvez sempre, exerce sua influência sobre a riqueza em espécies, em combinação com outros fatores. Assim, vimos anteriormente como a coexistência mediada pelo pastador ocorria com mais probabilidade em situações ricas em nutrientes, com produtividade vegetal alta, enquanto o pastejo em locais improdutivos e pobres em nutrientes estava associado à redução da riqueza vegetal (ver Seção 19.4). Além disso, a perturbação (tratada no Capítulo 16) pode também interagir com o suprimento de nutrientes (produtividade) na determinação dos padrões de riqueza em espécies. Wilson e Tilman (2002) monitoraram durante oito anos os efeitos de quatro níveis de perturbação (graus diferentes de aração anual) e da adição de nitrogênio (em um delineamento fatorial completo) sobre a riqueza em espécies de lavouras abandonadas há 30 anos. A riqueza em espécies mostrou uma relação em forma de domo com a perturbação, em tratamentos sem nitrogênio e com a menor adição deste nutriente, porque, ao longo do tempo, em níveis intermediários de perturbações, as plantas anuais colonizaram parcelas que de outro modo seriam dominadas por espécies perenes. Contudo, não houve relação entre riqueza em espécies e perturbação nos tratamentos com níveis altos de nitrogênio, em que claramente emergiram espécies competitivamente dominantes, inclusive em parcelas perturbadas (Figura 21.6). Os níveis mais altos de nutrientes supostamente foram suficientes para manter o crescimento rápido das espécies dominantes competitivas e determinar a exclusão competitiva das subordinadas, entre episódios de perturbação.

FIGURA 21.6 Riqueza em espécies em campos abandonados em Minnesota, EUA, após oito anos, segundo quatro níveis de perturbação (quantificados em termos da porcentagem de solo descoberto produzido por aração anual) em quatro níveis de adição de nitrogênio. Os pontos são valores de parcelas replicadas (1 m^2) e os círculos vazios representam as médias dos tratamentos. As linhas de regressão são mostradas apenas para as relações significantes (P < 0,05) (segundo Wilson e Tilman, 2002).

21.3.2 Heterogeneidade espacial

Vimos anteriormente como a natureza em mosaico de um ambiente, junto com um comportamento agregado, pode levar à coexistência de espécies competidoras (ver Seção 8.5.5). Além disso, cabe esperar que os ambientes espacialmente mais heterogêneos contenham espécies adicionais, porque proporcionam uma variedade maior de micro-hábitats, uma gama mais ampla de microclimas, mais tipos de locais para esconder-se dos predadores e assim por diante. Na prática, a amplitude do espectro de recursos fica aumentada (ver Figura 21.1a).

Em alguns casos, tem sido possível relacionar a riqueza em espécies à heterogeneidade espacial do ambiente abiótico. Por exemplo, um estudo com plantas crescendo em 51 parcelas próximas ao Rio Hood, Canadá, revelou uma relação positiva entre riqueza em espécies e um índice de heterogeneidade espacial (baseado no número de categorias de substratos, declividade, regimes de drenagem e pH do solo, entre outros aspectos) (Figura 21.7a).

A maioria dos estudos sobre heterogeneidade espacial, contudo, tem relacionado a riqueza em espécies animais à diversidade estrutural das plantas do ambiente em que estes vivem (Figura 21.7b-d), ocasionalmente em conseqüência de manipulação experimental das plantas, como com as aranhas na Figura 21.7b, mas mais comumente por meio de comparações de diferentes comunidades naturais (Figura 21.7c, d). No entanto, quer se origine intrinsecamente do ambiente abiótico ou se estabeleça por outros componentes biológicos da comunidade, a heterogeneidade espacial é capaz de promover um aumento na riqueza em espécies.

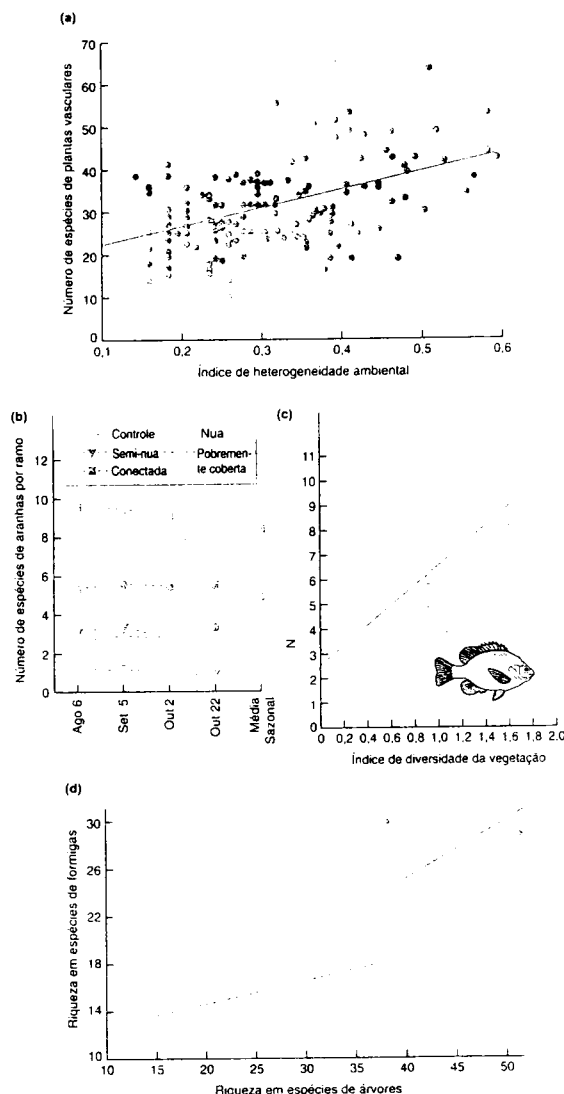



FIGURA 21.7 (a) Relação entre o número de plantas por parcelas de 300 m² próximas ao Rio Hood, Territórios do Noroeste, Canadá, e um índice (variando de 0 a 1) de heterogeneidade espacial de fatores abióticos associados com topografia e solo (segundo Gould e Walker, 1997). (b) Em um estudo experimental, o número de espécies de aranhas vivendo nos ramos do abeto de Douglas aumenta com a diversidade estrutural da planta. As plantas "nuas", "semi-nuas" ou "pobremente cobertas" foram menos diversas do que as plantas normais ("controle") por terem seus espinhos removidos; aquelas "conectadas" eram mais diversas porque seus ramos estavam entrelaçados (segundo Halaj *et al.*, 2000). (c) Relação entre riqueza animal e um índice de diversidade de estrutural da vegetação para peixes de água doce de 18 lagos em Wisconsin (segundo Tonn e Magnuson, 1982). (d) Relação entre a riqueza em espécies de formigas arborícolas em duas regiões de savana brasileira e a riqueza em espécies de árvores (em substituição à heterogeneidade espacial). ( ), Distrito Federal; (•), região de Paraopeba (segundo Ribas *et al.*, 2003).

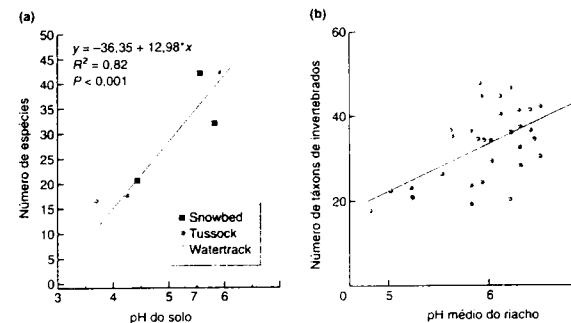



FIGURA 21.8 (a) O número de espécies vegetais por 72 m² de unidade de amostragem na tundra ártica do Alasca aumenta com o pH (segundo Gough *et al.*, 2000). (b) O número de táxons de invertebrados em riachos na Ashdown Forest, sul da Inglaterra, aumenta com o pH da água (segundo Townsend *et al.*, 1983).

21.3.3 Severidades ambientais

Os ambientes dominados por um fator abiótico extremo – muitas vezes de ambientes severos – são mais difíceis de se reconhecer imediatamente. Uma visão antropocêntrica poderia descrever como extremos os hábitats muito frios ou muito quentes, os lagos alcalinos e os rios intensamente poluídos. Contudo, as espécies evoluem e vivem em tais ambientes, e o que é muito frio e extremo para nós pode parecer confortável para um pingüim na Antártica.

Poderíamos tentar contornar o problema "deixando que os organismos decidam". Um ambiente pode ser classificado como *extremo*, se os organismos não conseguem viver nele. Porém, se afirmarmos – como acontece freqüentemente – que a riqueza em espécies é mais baixa em tais ambientes, então essa definição torna-se circular e é delineada para provar a hipótese que desejamos testar.

Talvez a definição mais razoável de uma condição extrema seja a que exija, de qualquer organismo que a tolere, uma estrutura morfológica ou um mecanismo bioquímico que não se encontra na maioria das espécies afins e represente um custo, em termos energéticos ou em termos de mudanças compensatórias em seus processos biológicos. Por exemplo, as plantas que vivem em solos muito ácidos (pH baixo) podem ser afetadas diretamente pelo dano causado por íons de hidrogênio ou indiretamente mediante deficiências na disponibilidade e absorção de recursos importantes, tais como fósforo, magnésio e cálcio. Além disso, alumínio, magnésio e metais pesados podem ter suas solubilidades aumentadas até níveis tóxicos, e a atividade micorrízica e a fixação do nitrogênio podem ser prejudicadas. As plantas podem tolerar valores baixos de pH se possuírem estruturas ou mecanismos específicos que lhes permitam evitar ou neutralizar esses efeitos.

Os ambientes que possuem pH baixo podem, assim, ser considerados severos. O número médio de espécies vegetais registradas por unidade de amostragem, em um estudo realizado na tundra ártica do Alasca, foi realmente menor em solos com pH baixo (Figura 21.8a). Similarmente, a riqueza em espécies de invertebrados bentônicos de riachos na Ashdown Forest (sul do Reino Unido) foi nitidamente menor nos riachos mais ácidos (Figura 21.8b). Outros exemplos de ambientes extremos que são associados à riqueza em espécies baixa incluem as fontes termais, as cavernas e os corpos d'água altamente salinos como o Mar Morto. O problema com esses exemplos, entretanto, é que eles são caracterizados também por outras variáveis associadas à riqueza em espécies, tais como a produtividade pequena e à heterogeneidade espacial baixa. Além disso, muitas espécies ocupam áreas pequenas (cavernas, fontes termais) ou áreas raras, comparadas com outros tipos de hábitat (apenas poucos cursos d'água do sul da Inglaterra são ácidos). Portanto, os ambientes extremos podem ser vistos como ilhas pequenas e isoladas. Na Seção 21.5.1, veremos, igualmente, que estas características estão geralmente associadas à baixa riqueza em espécies. Embora pareça razoável que os ambientes intrinsecamente extremos mantivessem poucas espécies, tem sido extremamente difícil comprovar tal premissa.

21.4 Fatores temporais [illegible] influenciam a riqueza em espécies

As variações temporais em condições e recursos podem ser previsíveis ou imprevisíveis e operam em escalas de tempo desde minutos até séculos e milênios. Todas elas podem influenciar profundamente a riqueza em espécies.

21.4.1 Variação climática

Os efeitos da variação climática sobre a riqueza em espécies dependem do

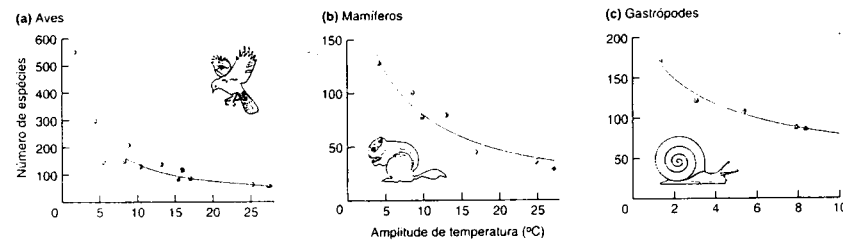



FIGURA 21.9 Relações entre a riqueza em espécies e a amplitude das temperaturas médias mensais em locais ao longo da costa ocidental da América do Norte, para (a) aves, (b) mamíferos e (c) gastrópodes (segundo MacArthur, 1975).

caráter previsível ou imprevisível de tal variação (medida em escalas de tempo em consonância com os organismos envolvidos). Em um ambiente que se altera de modo sazonal, previsível, as diferentes espécies podem estar adaptadas às condições predominantes em épocas distintas do ano. Portanto, pode-se esperar que em um ambiente sazonal coexistam mais espécies do que em um completamente constante (ver Figura 21.1a). Plantas anuais diferentes em regiões temperadas, por exemplo, germinam, crescem, florescem e produzem sementes em momentos distintos durante um ciclo sazonal; já o fitoplâncton e o zooplâncton, nos grandes lagos temperados, atravessam uma sucessão sazonal com diversas espécies que se alternam na dominância, à medida que mudam as condições e outros recursos se tornam disponíveis.

Em ambientes não-sazonais, por outro lado, existem oportunidades para especialização que não são encontradas em ambientes sazonais. Por exemplo, seria difícil a existência de um animal frugívoro obrigatório, de vida longa, em um ambiente sazonal em que os frutos estão disponíveis apenas durante um período muito limitado do ano. Todavia, tal especialização se observa repetidamente em ambientes tropicais, não-sazonais, onde há oferta contínua de um ou outro tipo de fruto.

A variação climática imprevisível (instabilidade climática) pode exercer muitos efeitos sobre a riqueza em espécies: (i) os ambientes estáveis podem ser capazes de manter espécies especializadas que provavelmente não persistiriam onde as condições ou os recursos flutuassem de maneira drástica (ver Figura 21.1b); (ii) os ambientes estáveis têm mais probabilidade de ficar saturados de espécies (ver Figura 21.1d); e (iii) a teoria sugere que, em ambientes mais estáveis, será encontrado um grau maior de sobreposição de nichos (ver Figura 21.1c). Todos estes processos poderiam aumentar a riqueza em espécies. Por outro lado, as populações em um ambiente estável têm mais probabilidade de alcançar suas capacidades de suporte, a comunidade tem mais probabilidade de ser dominada por competição e, por isso, há maior probabilidade de as espécies serem excluídas por competição (onde o valor de $\bar{\alpha}$ é menor; ver Figura 21.1c).

Alguns estudos parecem apoiar a idéia de que a riqueza em espécies aumenta à medida que decresce a variação climática. Por exemplo, existe uma relação negativa significativa entre riqueza em espécies e a amplitude das temperaturas médias mensais para aves, mamíferos e gastrópodes que habitam a costa ocidental da América do Norte (desde o Panamá, no sul, até o Alasca, no norte) (Figura 21.9). Esta correlação, no entanto, não prova a existência de uma relação de causa e efeito, pois há muitos outros aspectos que se alteram entre o Panamá e o Alasca. Não há uma relação confirmada entre instabilidade climática e riqueza em espécies.

21.4.2 Idade do ambiente: tempo evolutivo

Com freqüência, tem sido sugerido que as comunidades só "perturbadas" em escalas de tempo muito extensas podem, entretanto, carecer de certas espécies, pois ainda precisam atingir um equilíbrio ecológico ou evolutivo. Assim, as comunidades podem diferir quanto à riqueza em espécies porque algumas chegaram mais perto do equilíbrio e, portanto, estão mais saturadas do que outras (Figura 21.1d).

Por exemplo, muitos autores argumentam que os trópicos são mais ricos em espécies do que as regiões temperadas, ao menos em parte, porque as zonas tropicais têm existido durante períodos longos e ininterruptos de tempo evolutivo, enquanto as regiões temperadas ainda estão se recuperando das glaciações do Pleistoceno. Contudo, parece que a estabilidade a longo-prazo dos trópicos foi, no passado, bastante exagerada pelos ecólogos. Enquanto as zonas climáticas e bióticas da região temperada se deslocaram para o equador durante as glaciações, parece que a floresta tropical se restringiu a um número limitado de refúgios pequenos circundados por campos. Por isso, é insustentável o contraste simplista entre os trópicos imutáveis e as regiões temperadas perturbadas e em recuperação.

Uma comparação entre as duas regiões polares pode ser mais instrutiva. Os ambientes marinhos ártico e antártico são frios, sazonais e fortemente influenciados pelo gelo, mas suas histórias são completamente diferentes. A bacia do Ártico perdeu sua fauna quando foi coberta por gelo espesso permanente no auge na última glaciação e a recolonização está em andamento, enquanto ao redor da Antártica, desde o Paleozóico médio, existiu uma fauna de águas superficiais (Clarke e Crame, 2003). Atualmente, as duas faunas polares exibem nítidos contrastes, sendo a ártica depauperada e a antártica rica, provavelmente refletindo a importância de suas histórias.

21.5 Área de hábitat e isolamento: biogeografia de ilhas

Está bem-estabelecido que o número de espécies existentes em ilhas decresce à medida que as áreas delas diminuem. Tal relação *espécie-área* é mostrada na Figura 21.10a para plantas vasculares terrícolas, em ilhas no Arquipélago Estocolmo, Suécia.

As "ilhas", contudo, não são necessariamente pedaços de terra circundados por água do mar. Os lagos são ilhas em um "mar" de terra, topos de montanhas são ilhas de altas altitudes em um oceano de baixa altitude e clareiras de uma floresta são ilhas em um mar de árvores. Pode também haver ilhas de tipos geológicos particulares, de tipos de solos ou de tipos de vegetação circundadas por tipos diferentes de rocha, de solo ou de vegetação. As relações espécies-área podem ser igualmente aparentes para esses tipos de ilhas (Figura 21.10b-d).

A relação entre riqueza em espécies e área de hábitat é um dos mais consistentes padrões ecológicos. No entanto, o padrão ressalta uma importante questão: "O empobrecimento de espécies em ilhas é maior do que seria esperado em áreas continentais comparativamente pequenas?" Em outras palavras, o isolamento característico observado em ilhas contribui para o seu empobrecimento em espécies? Estas são importantes questões para entender a estrutura de uma comunidade, uma vez que há muitas ilhas oceânicas, muitos lagos, muitos topos de montanhas, muitas florestas circundadas por campos, muitas árvores isoladas, e assim por diante.

21.5.1 A teoria do equilíbrio de MacArthur e Wilson

Provavelmente, a razão mais óbvia pela qual as áreas maiores deveriam conter mais espécies é que essas áreas tipicamente abrangem mais tipos diferentes de hábitats. Contudo, MacArthur e Wilson (1967) acreditavam que essa explicação era demasiadamente simples. Em sua *teoria do equilíbrio da biogeografia de ilhas*, eles argumentaram: (i) que o tamanho da ilha e o grau de isolamento exerciam papéis importantes – que o número de espécies em uma ilha é determinado por um

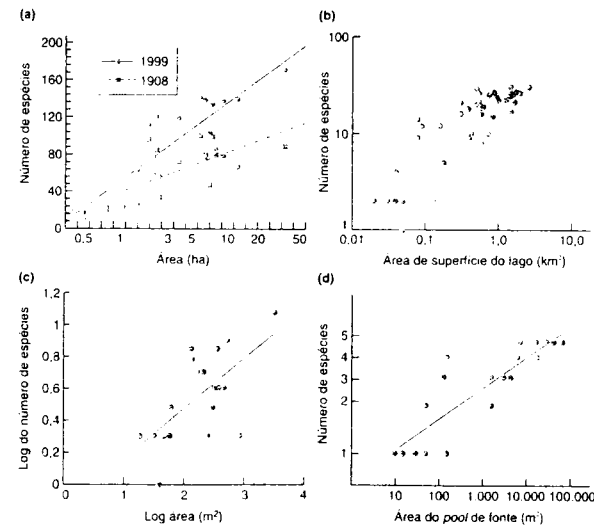



FIGURA 21.10 Relações espécie-área. (a) Plantas em ilhas na zona leste de Estocolmo, Suécia: levantamento concluído em 1999, após o pastejo e o corte terem cessados; levantamento concluído em 1908, quando foi praticada agricultura intensiva (segundo Lofgren e Jerling, 2002). (b) Aves habitando lagos na Flórida (segundo Hoyer e Canfield, 1994). (c) Morcegos habitando cavernas de tamanhos diferentes no México (segundo Brunet e Medellín, 2001). (d) Peixes vivendo em corpos d'água de tamanhos diferentes durante a primavera em deserto australiano (segundo Kodric-Brown e Brown, 1993).

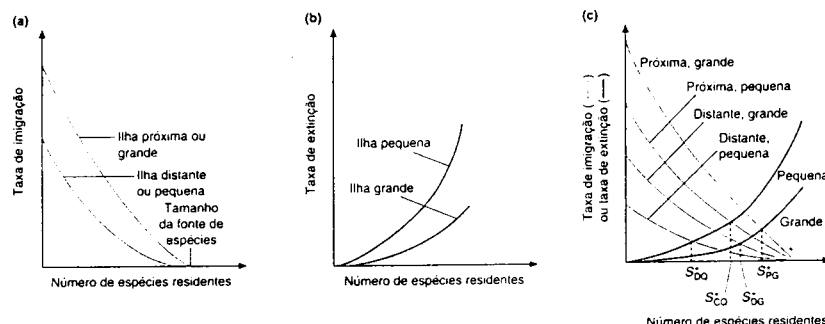



FIGURA 21.11 Teoria do equilíbrio da biogeografia de ilhas de MacArthur e Wilson (1967). (a) Taxa de imigração de espécies para uma ilha em relação ao número de espécies residentes, para ilhas grandes e pequenas e para ilhas próximas e distantes. (b) Taxa de extinção de espécies em uma ilha em relação ao número de espécies residentes, para ilhas grandes e pequenas. (c) Balanço entre imigração e extinção em ilhas pequenas e grandes, em ilhas próximas e distantes. Em cada caso, S^* é a riqueza em espécies no equilíbrio; P, próxima; D, distante; G, grande; Q, pequena.

balanço entre imigração e extinção; (ii) que esse balanço é dinâmico, com espécies continuamente se extinguindo e sendo substituídas (através da imigração) pelas mesmas espécies ou por outras; e (iii) que as taxas de imigração e extinção podem variar com o tamanho da ilha e o isolamento.

Tomando a imigração como ponto de partida, imagine uma ilha que até o momento não contém qualquer espécie. A taxa de imigração de *espécies* será alta, porque todo o indivíduo colonizador representa uma espécie nova para tal ilha. No entanto, à medida que o número de espécies residentes cresce, diminui a taxa de imigração de novas espécies ainda não representadas na ilha. A taxa de imigração chega a zero quando todas as espécies da fonte (isto é, do continente ou de outras ilhas vizinhas) estão presentes na ilha em questão (Figura 21.11a).

O gráfico de imigração é representado por uma curva, pois provavelmente a taxa de imigração é especialmente alta quando há poucos residentes e muitas das espécies com maior poder de dispersão ainda não chegaram. De fato, a curva seria representada mais adequadamente por um "borrão" do que por uma linha de traçado nítido, pois a curva exata dependerá da seqüência exata em que as espécies chegam, e isso variará ao acaso. Neste sentido, a curva de imigração pode ser considerada como a *mais provável*.

A curva exata de imigração dependerá do grau de isolamento da ilha em relação à sua fonte de colonizadores potenciais (Figura 21.11a). A curva sempre alcançará o valor zero no mesmo ponto (quando todos os membros da fonte forem residentes), mas geralmente exibirá valores mais altos nas ilhas próximas à fonte de imigração do que nas ilhas mais distantes, uma vez que os colonizadores terão uma chance maior de chegar a uma ilha quanto mais próxima ela estiver da fonte. Também é provável que as taxas de imigração sejam geralmente mais altas em uma ilha grande do que em uma pequena, pois a ilha maior representa um alvo maior para os colonizadores (Figura 21.11a).

A taxa de extinção de espécies em uma ilha (Figura 21.11b) é próxima a zero quando nela não há espécies, e geralmente será baixa quando o número de espécies for reduzido. Contudo, a teoria supõe que, à medida que o número de espécies residentes cresce, aumenta a taxa de extinção, provavelmente a uma taxa superior à proporcional. Acredita-se que isto ocorra porque, com mais espécies, a exclusão competitiva é mais provável e o tamanho médio da população de cada espécie é menor, tornando-a mais vulnerável à extinção por motivos aleatórios. Um raciocínio similar sugere que as taxas de extinção deveriam ser mais altas em ilhas pequenas do que em grandes – as populações serão tipicamente menores nas ilhas pequenas (Figura 21.11b). Assim como na imigração, é melhor considerar as curvas de extinção como as "mais prováveis".

Para observar o efeito líquido da imigração e da extinção, as suas respectivas curvas podem ser superpostas (Figura 21.11c). O número de espécies em que as curvas se cruzam (S^*) corresponde a um equilíbrio dinâmico e deveria ser a riqueza em espécies característica da ilha em questão. Abaixo de S^*, a riqueza aumenta (a taxa de imigração é superior à taxa de extinção); acima de S^*, a riqueza diminui (a extinção é superior à imigração). A teoria, então, estabelece uma série de previsões:

1. O número de espécies de uma ilha deverá permanecer mais ou menos constante com o passar do tempo.

2. Esta constância deverá ser o resultado de uma *renovação* contínua das espécies, com algumas se tornando extintas e outras imigrando.
3. As ilhas grandes deverão possuir mais espécies do que as ilhas pequenas.
4. O número de espécies de uma ilha deverá diminuir com o seu grau de isolamento.

No entanto, é importante observar que várias dessas previsões poderiam também ser feitas sem qualquer referência à teoria do equilíbrio. Caberia esperar, por exemplo, uma constância aproximada do número de espécies, se a riqueza fosse determinada simplesmente pelo tipo de ilha. Similarmente, caberia esperar uma riqueza mais alta nas ilhas maiores como conseqüência destas possuírem mais tipos de hábitats. Portanto, uma comprovação da teoria do equilíbrio consistiria em observar se a riqueza cresce com a área em uma taxa maior do que poderia ser explicado unicamente pelos aumentos da diversidade de hábitats (ver Seção 21.5.2).

O efeito do grau de isolamento das ilhas pode ser considerado de modo completamente separado da teoria do equilíbrio. O mero reconhecimento de que muitas espécies possuem uma capacidade de dispersão limitada, e de que ainda não colonizaram todas as ilhas, leva à previsão de que as ilhas mais distantes têm menos probabilidade de serem saturadas com colonizadores potenciais (ver Seção 21.5.3). No entanto, a previsão final que emerge da teoria do equilíbrio – a constância como resultado da renovação – é verdadeiramente característica dessa teoria (ver Seção 21.5.4).

21.5.2 Apenas diversidade de hábitats – ou um efeito separado da área?

A questão fundamental da biogeografia de ilhas, então, é se existe um "efeito de ilha" como tal ou se as ilhas simplesmente mantêm poucas espécies porque são áreas pequenas com poucos hábitats. A riqueza em espécies aumenta com a área a uma taxa *maior* do que pode ser explicado somente pelos aumentos da diversidade de hábitats? Alguns estudos têm tentado dividir a variação espécies-área das ilhas entre aquela parte que pode ser explicada inteiramente em termos de diversidade de hábitats e aquela outra que permanece e deve ser explicada pelo próprio efeito da área da ilha. Para besouros das Ilhas Canárias, a relação da riqueza em espécies foi muito mais forte com a diversidade de hábitats (medida pela riqueza em espécies vegetais) do que a com a área insular, e isto é particularmente evidente para os besouros herbívoros, presumivelmente devido às suas exigências alimentares específicas (Figura 21.12a).

Por outro lado, em um estudo sobre a variedade de grupos animais que vivem nas Antilhas Menores, a variação da riqueza em espécies de ilha para ilha foi dividida, estatisticamente, naquilo atribuível à área insular apenas, naquilo atribuível à diversidade de hábitats apenas, naquilo atribuível à variação correlacionada entre área e diversidade de hábitats (e, portanto, não-atribuível a apenas uma ou outra) e a nenhuma. Para répteis e anfíbios (Figura 21.12b), como os besouros das Ilhas Canárias, a diversidade de hábitats foi muito mais importante do que a área da ilha. Porém, para morcegos, ocorreu o inverso, e para aves e borboletas, tanto a área como a diversidade de hábitats tiveram papéis importantes.

Em algumas ilhas pequenas de mangue na Baía da Flórida, foi realizado um experimento para tentar separar os efeitos da diversidade de hábitats e a área (Simberloff, 1976). Estas ilhas consistem em unidades puras de *Rhizophora mangle*, que mantêm comunidades de insetos, aranhas, escorpiões e isópodes. Após um levantamento preliminar da fauna, algumas ilhas foram reduzidas em tamanho, mediante uma serra mecânica. A diversidade de hábitats não foi afetada, mas, apesar disso, a riqueza em espécies de artrópodes diminuiu em três ilhas durante um período de dois anos (Figura 21.13). Uma ilha utilizada como controle, cujo tamanho não mudou, mostrou um ligeiro *aumento* da riqueza neste mesmo período, presumivelmente como resultado de eventos fortuitos.

Uma outra maneira de tentar distinguir um efeito específico da área insular é através da comparação de gráficos de espécies-área das ilhas com os de áreas continentais definidas arbitrariamente. As relações espécies-área de áreas continentais deveriam ser devidas quase inteiramente à diversidade de hábitats (junto com algum efeito de "amostragem" envolvendo um aumento da probabilidade de detecção de espécies raras em áreas maiores). Todas as espécies serão capazes de se "dispersar" entre as áreas continentais e o fluxo contínuo de indivíduos através dos limites arbitrários mascarará, portanto, as extinções locais (isto é, o que seria uma extinção em uma ilha é prontamente compensado pela troca de indivíduos entre as áreas locais). Assim, uma área continental definida arbitrariamente deveria conter mais espécies do que uma ilha sob outros aspectos equivalente, e isto geralmente é interpretado dizendo que as inclinações dos gráficos de espécies-área para ilhas devem ser mais inclinadas do que as de áreas continentais (uma vez que o efeito do isolamento insular deve ser mais marcado nas ilhas pequenas, onde as extinções são mais prováveis). A diferença entre os dois tipos de gráficos seria então atribuível ao efeito insular. A Tabela 21.1 mostra que, apesar da variação considerável, os gráficos das ilhas apresentam tipicamente inclinações mais pronunciadas.

Observe que um número reduzido de espécies por unidade nas ilhas deveria produzir também um valor menor da intersecção sobre o eixo S do gráfico de espécies-área. A Figura 21.14a

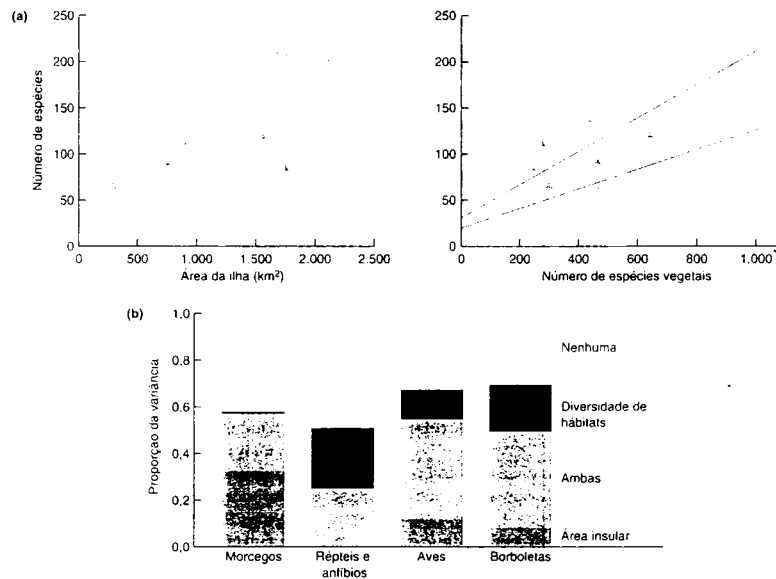



FIGURA 21.12 (a) Relações entre riqueza em espécies de besouros herbívoros ( ) e carnívoros (▲) das Ilhas Canárias com a área insular e com a riqueza em espécies vegetais (segundo Becker, 1992). (b) Proporção da variância, para quatro grupos animais, na riqueza em espécies entre ilhas das Antilhas Menores relacionada unicamente à área insular, unicamente à diversidade de hábitats, à variação correlacionada entre área e diversidade de hábitats e não explicada por uma ou outra (segundo Ricklefs e Lovette, 1999).

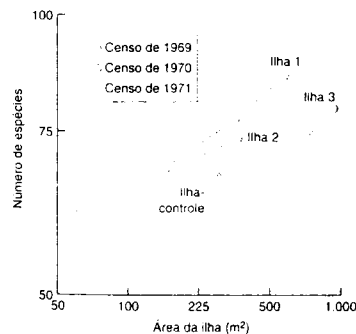



FIGURA 21.13 Efeito da redução artificial do tamanho de ilhas de mangue sobre o número de espécies de artrópodes. As ilhas 1 e 2 foram reduzidas em tamanho após os censos de 1969 e 1970. A ilha 3 foi reduzida somente após o censo de 1969. A ilha-controle não foi reduzida, e a mudança na sua riqueza em espécies foi atribuída a flutuações aleatórias (segundo Simberloff, 1976).

ilustra um aumento da inclinação e um valor reduzido da intersecção para o gráfico de espécies-área de espécies de formiga de ilhas isoladas do Pacífico, em comparação com o gráfico de áreas progressivamente menores da ilha de Nova Guiné, de grande extensão. A Figura 21.14b exibe uma relação similar para répteis em ilhas afastadas da costa da Austrália Meridional.

De maneira geral, portanto, estudos como esse sugerem um efeito de área específico (ilhas maiores são alvos maiores para a colonização; populações em ilhas maiores apresentam um risco menor de extinção) além de uma simples correlação entre área e diversidade de hábitats. Lofgren e Jerling (2002) quantificaram as taxas de extinção e de imigração de plantas em ilhas de tamanhos diferentes no Arquipélago de Estocolmo (ver Figura 21.10a), comparando as listas de espécies do seu levantamento (1996-1999) com os registros de J. W. Hammer do período de 1884-1908. Neste intervalo de tempo, apareceram nas ilhas 93 novas espécies e desapareceram 20. Muitos dos recém-chegados foram árvores, arbustos e espécies lenhosas tolerantes à sombra, refletindo a sucessão

TABELA 21.1 Valores da inclinação z, de curvas de espécies-área ($\log S = \log C + z \log A$, em que S é a riqueza em espécies, A é a área e C é uma constante que dá o número de espécies quando A tem o valor 1), para áreas arbitrárias de continente, ilhas oceânicas e ilhas de hábitat (segundo Preston, 1962; May, 1975b; Gorman, 1979; Browne, 1981; Matter *et al.*, 2002; Barret *e al.*, 2003; Storch *et al.*, 2003).

Grupo taxonômico	*Local*	*z*
Áreas continentais arbitrárias		
Aves	Europa Central	0,09
Plantas floríferas	Inglaterra	0,10
Aves	Neoártico	0,12
Vegetação de savana	Brasil	0,14
Plantas terrícolas	Grã-Bretanha	0,16
Aves	Neotrópico	0,16
Ilhas oceânicas		
Aves	Ilhas da Nova Zelândia	0,18
Lagartos	Ilhas da Califórnia	0,20
Aves	Antilhas (ocidentais)	0,24
Aves	Antilhas (orientais)	0,28
Aves	Pacífico Central e Oriental	0,30
Formigas	Melanésia	0,30
Plantas terrícolas	Galápagos	0,31
Besouros	Antilhas	0,34
Mamíferos	Ilhas da Escandinávia	0,35
Ilhas de hábitat		
Zooplâncton (lagos)	Estado de New York	0,17
Caracóis (lagos)	Estado de New York	0,23
Peixes (lagos)	Estado de New York	0,24
Aves (vegetação de páramo)	Andes	0,29
Mamíferos (montanhas)	Great Basin, EUA	0,43
Invertebrados terrícolas (cavernas)	Virgínia Ocidental	0,72

após o cessar, na década de 1960, das ações de pastejo pelo gado e corte da vegetação para fazer feno. A despeito do efeito da sucessão (que pode confundir), e conforme previsto, a correlação com o tamanho insular foi negativa para a taxa de extinção e positiva para a taxa de imigração.

21.5.3 Distanciamento

Da discussão anterior, se deduz que o efeito insular e o empobrecimento em espécies de uma ilha deveria ser maior nas ilhas mais distantes. (Na verdade, a comparação entre ilhas e áreas continentais é apenas um exemplo extremo de comparação entre ilhas com graus de isolamento variáveis, uma vez que as áreas continentais locais podem ser consideradas como tendo um distanciamento mínimo.) Contudo, o distanciamento (ou distância) pode ter dois significados. Em primeiro lugar, ele pode se referir simplesmente ao grau de isolamento físico. Alternativamente, uma única ilha pode também variar em seu grau de distanciamento, segundo o tipo de organismo em consideração: a mesma ilha pode ser distante do ponto de vista dos mamíferos terrícolas, mas não do das aves.

Os efeitos do distanciamento podem ser demonstrados plotando a riqueza em espécies em relação ao próprio distanciamento ou comparando os gráficos de espécies-área de grupos de ilhas (ou de grupos de organismos) que diferem em seu distanciamento (ou no poder de colonização). Em qualquer caso, pode ser muito difícil separar os efeitos do distanciamento de todas as demais características pelas quais duas ilhas podem diferir. Não obstante, na Figura 21.15, pode ser observado o efeito direto do distanciamento para aves não-marinhas de terras baixas em

FIGURA 21.14 (a) Gráfico de espécies-área para formigas ponerinas em diversas ilhas Molucas e da Melanésia, em comparação com um gráfico para áreas de amostragem de tamanhos diferentes da ilha da Nova Guiné, de extensão muito grande (segundo Wilson, 1961). (b) Gráfico de espécies-área para répteis em ilhas afastadas da costa da Austrália Meridional, em comparação com a relação espécies-área continental. Neste caso, as ilhas foram formadas nos últimos 10.000 anos, como resultado da elevação do nível do mar (segundo Richman et al., 1988).

ilhas tropicais do sudoeste do Pacífico. Com o aumento da distância em relação à ilha grande (fonte) de Nova Guiné, observa-se um declínio no número de espécies, expresso como uma porcentagem do número existente em uma ilha de área similar, mas próxima à Nova Guiné. A riqueza em espécies decresce exponencialmente com a distância, reduzindo-se aproximadamente à metade a cada 2.600 km. O gráfico de espécies-área na Figura 21.16a também mostra que as ilhas distantes e de um determinado tamanho possuem menos espécies do que as ilhas similares próximas a uma massa de terra. Além disso, a Figura 21.16b compara os gráficos de espécies-área de duas classes de organismos em duas regiões distintas: Açores, relativamente distantes (no Atlântico, distantes da costa oeste de Portugal) e as Ilhas do Canal (*Channel Islands*) (próximas à costa setentrional da França). Ainda que os Açores sejam realmente muito mais distantes do que as Ilhas do Canal do ponto de vista das aves, aparentemente os dois grupos de ilhas são igualmente distantes para as pteridófitas, que particularmente apresentam uma boa dispersão por causa dos seus esporos leves, transportados pelo vento. Assim, com base em todos estes exemplos, o empobrecimento em espécies causado pelo efeito de ilha parece realmente aumentar à medida que cresce o grau de isolamento da ilha. Observe, também, que uma análise de regressão múltipla da base de dados do levantamento no Arquipélago de Estocolmo, realizado por Lofgren e Jerling em 1999 (Figura 21.10a), demonstrou o efeito da área insular sobre a riqueza em espécies vegetais (explicando 73% de variação), mas a distância da ilha mais próxima também contribuiu significativamente, explicando os outros 17% de variação.

Uma razão mais transitória, mas importante, para o empobrecimento em espécies das ilhas, especialmente para aquelas distantes, é o fato de que muitas carecem de espécies que elas potencialmente poderiam manter, simplesmente porque não houve tempo suficiente para tais espécies se colonizarem. Um exemplo é a ilha de Surtsey, que emergiu em 1963 como resultado de uma erupção vulcânica (Firdriksson, 1975). A nova ilha, localizada a 40 km a sudoeste da Islândia, foi alcançada por bactérias e fungos, algumas aves marinhas, uma espécie de mosca e sementes de muitas espécies vegetais costeiras, durante seis meses após o começo da erupção. O primeiro registro de planta vascular foi feito em 1965, e o de uma colônia de musgos, em 1967. Em 1973, 13 espécies de plantas vasculares e mais do que 66 de musgos já haviam se estabelecido na ilha (Figura 21.17). A colonização ainda continua. A importância geral deste exemplo é que as comunidades de muitas ilhas não podem ser compreendidas *nem* pela simples adequação de seus hábitats *nem* por apresentarem uma riqueza característica no equilíbrio. Ao contrário, destaca-se que muitas comunidades insulares não alcançaram o equilíbrio e certamente não estão completamente "saturadas" de espécies.

FIGURA 21.15 Número de espécies de aves residentes, não-marinhas e de terras baixas, em ilhas a mais de 500 km da ilha de Nova Guiné (maior fonte de espécies), em função da distância desta ilha. O número de espécies é expresso em proporção ao número de espécies de uma ilha de área equivalente, mas próxima à Nova Guiné (segundo Diamond, 1972).

21.5.4. Que espécies? Renovação (*Turnover*)

A teoria do equilíbrio de MacArthur e Wilson prevê não só uma riqueza em espécies característica de uma ilha, mas também uma *renovação* de espécies, em que novas espécies colonizam continuamente enquanto outras se tornam extintas. Isto envolve um grau significativo de casualidade no que se refere a quais espécies estão presentes em uma ilha em um determinado momento. No entanto, os estudos sobre renovação são raros, porque as comunidades devem ser acompanhadas por um período de tempo (geralmente difícil e dispendioso). Os bons estudos sobre renovação são ainda mais raros, porque é necessário contar todas as espécies e cada ocasião, a fim de evitar as "pseudo-imigrações" e "pseudo-extinções". Na verdade, os resultados são fadados a tornar-se subestimativas da renovação real, pois um observador não pode estar ao mesmo tempo em todas as partes.

Um estudo revelador envolveu censos, realizados entre 1949 e 1975, de aves em reprodução em um pequeno bosque de carvalhos (Eastern Wood) no sul da Inglaterra. No total, 44 espécies procriaram no bosque durante o período referido, sendo que 16 delas o fizeram a cada ano. O número de espécies que procriavam em um determinado ano variou entre 27 e 36, com uma média de 32. As "curvas" de imigração e extinção são mostradas na Figura 21.18. A sua característica mais evidente é a dispersão dos pontos, em comparação com a simplicidade admitida do modelo de MacArthur e Wilson. Contudo, enquanto a correlação positiva do gráfico de extinção não é estatisticamente significativa, a correlação negativa do gráfico de imigração é altamente significativa; e as duas linhas parecem cruzar-se em um valor de aproximadamente 32 espécies, com três novos imigrantes e três extinções a cada ano. Existe uma considerável renovação de espécies e, conseqüentemente, uma grande variação de ano para ano na comunidade de aves de Eastern Wood, embora a riqueza em espécies permaneça mais ou menos constante.

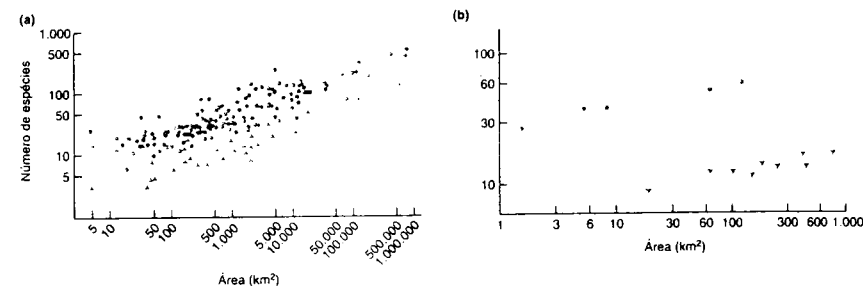



FIGURA 21.16 O distanciamento aumenta o empobrecimento de espécies de ilhas. (a) Gráfico de espécies-área para as aves terrícolas de ilhas individuais de mares tropicais e subtropicais. , ilhas a mais de 300 km da maior massa de terra mais próxima ou dos arquipélagos muito distantes do Havaí e de Galápagos; , ilhas a menos de 300 km da fonte de espécies. (b) Gráfico de espécies-área dos Açores e das Ilhas do Canal, para aves terrícolas e de água doce (, Açores; , Ilhas do Canal) e para pteridófitas nativas (, Açores; , Ilhas do Canal). Os Açores são mais distantes para aves, mas não para pteridófitas (segundo Williamson, 1981).

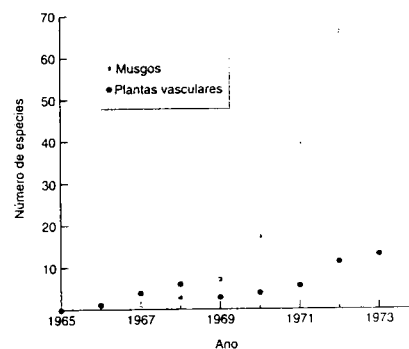



FIGURA 21.17 Registro de espécies de musgos e de plantas vasculares na ilha nova de Surtsey, de 1965 a 1973 (segundo Fridriksson, 1975).

Ao contrário, um estudo de longo prazo (levantamentos em 1954, 1976 e anualmente de 1984 a 1990) das 15 comunidades de aves da ilha tropical de Guana não revelou tal renovação – não se estabeleceram espécies novas e apenas uma foi extinta, como resultado da destruição do hábitat (Mayer e Chipley, 1992). A posição da ilha de Guana, dentro de um arquipélago de numerosas ilhas pequenas, pode reduzir a probabilidade de extinções locais, se houver uma dispersão contínua entre as ilhas. Por outro lado, é concebível que as aves tropicais realmente tenham taxas de renovação mais baixas – porque elas são sedentárias com mais freqüência, têm uma mortalidade de adultos menor e são mais freqüentemente residentes, em comparação com as migratórias (Mayer e Chipley, 1992).

Uma evidência experimental de renovação e indeterminação é proporcionada pelo trabalho de Simberloff e Wilson (1969), que exterminaram a fauna de invertebrados de uma série de pequenas ilhas de mangue da Florida Keys (Ilhotas da Flora) e monitoraram a recolonização. Ao final de 200 dias, a riqueza em espécies se estabilizou aproximadamente no nível anterior à eliminação da fauna, mas com muitas diferenças na composição de espécies. Desde então, a taxa de renovação de espécies em tais ilhas tem sido estimada em 1,5 extinções e colonizações por ano (Simberloff, 1976).

Assim, a idéia de que existe uma renovação de espécies nas ilhas que leva a uma riqueza característica em equilíbrio – e a uma indeterminação quanto às espécies presentes – parece correta, pelo menos aproximadamente.

21.5.5 Que espécies? Desarmonia

Há muito tempo é reconhecido – por exemplo, por Hooker em 1866 – que uma das principais características das biotas insulares é a "desarmonia", isto é, as proporções relativas dos diferentes táxons não são as mesmas nas ilhas e no continente. Já vimos das relações espécies-área na Figura 21.16 que os grupos de organismos com um bom poder de dispersão (como as

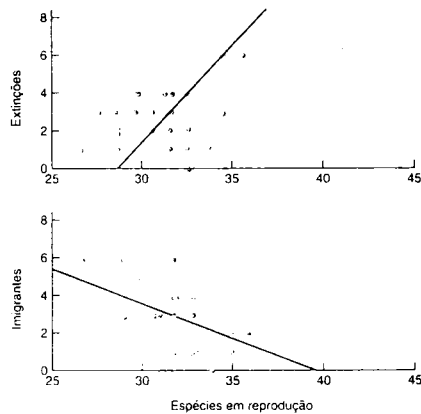



FIGURA 21.18 Imigração e extinção das aves em reprodução em Eastern Wood, Reino Unido. A linha do diagrama de extinção tem um ângulo de 45°. A linha do diagrama de imigração é a reta de regressão calculada, com uma inclinação de –0,38 (segundo Beven, 1976; de Williamson, 1981).

pteridófitas e, em menor grau, as aves) têm mais probabilidades de colonizar as ilhas distantes do que os grupos com capacidade de dispersão relativamente baixa (a maioria dos mamíferos).

No entanto, a variação na capacidade de dispersão não é o único fator que leva à desarmonia. As espécies podem variar no seu risco de extinção. Assim, as espécies que naturalmente ocorrem em densidades baixas são propensas a ter somente populações pequenas em ilhas, e é provável que uma flutuação fortuita em uma população pequena a elimine por completo. Os predadores vertebrados, que geralmente têm populações relativamente pequenas, são notáveis por não existirem em muitas ilhas. Por exemplo, as aves da ilha atlântica de Tristán da Cunha não têm predadores dos grupos das aves, mamíferos ou répteis, não considerando os liberados na ilha pelo homem. É provável também que os predadores especialistas inexistam nas ilhas porque sua imigração só pode levar à colonização se suas presas tiverem chegado antes. Podem ser aplicados argumentos similares para os parasitos, os mutualistas e assim por diante. Em outras palavras, para muitas espécies uma ilha só é apropriada se alguma outra espécie está presente, e a desarmonia surge porque alguns tipos de organismos são mais "dependentes" do que outros.

O desenvolvimento, por parte de Diamond (1975), das *funções de incidência* e *regras de assembléia* para as aves do Arquipélago de Bismark é provavelmente a tentativa mais completa para compreender as comunidades insulares pela combinação de idéias sobre os diferenciais de dispersão e extinção com as idéias sobre as seqüências de chegada e adequação do hábitat. Ao construir tais funções de incidência (Figura 21.19), Diamond pôde comparar espécies "supervagabundas" (com taxas de dispersão altas, mas capacidade baixa de persistir em comunidades com muitas outras espécies) com as espécies de "*S* alta" (capacidade somente de persistir em ilhas grandes com muitas outras espécies), e estas, por sua vez, com as categorias intermediárias. Tal trabalho ilustra com especial nitidez que é necessário muito mais do que uma contagem do número de espécies presentes para caracterizar a comunidade de uma ilha. As comunidades não são meramente empobrecidas – o empobrecimento afeta desproporcionalmente tipos particulares de organismos.

21.5.6 Que espécies? Evolução

Nenhum aspecto da ecologia pode ser totalmente compreendido sem uma referência aos processos evolutivos que ocorrem durante escalas de tempo evolutivas, e isso é particularmente verdadeiro para a compreensão das comunidades insulares. Nas ilhas isoladas, a taxa com que novas espécies evoluem pode ser comparável com ou mesmo ser mais rápida do que a taxa com que chegam novas espécies colonizadoras. É evidente que a compreensão das comunidades de muitas ilhas será incompleta, se as referências forem apenas os processo ecológicos.

A ocorrência muito comum de espécies *endêmicas* (isto é, espécies não encontradas em nenhuma outra parte), especialmente em "ilhas" oceânicas, ilustra muito bem este aspecto. Quase todas as espécies de *Drosophila* do Havaí, por exemplo (ver Seção 1.4.1), são endêmicas (excluindo as "pragas" urbanas cosmopolitas), como o são muitas das espécies de aves terrícolas da ilha de Tristán da Cunha. Os animais e plantas da Ilha Norfolk fornecem uma ilustração mais completa do equilíbrio entre a colonização e a evolução de espécies endêmicas (Figura 21.20). Esta pequena ilha (cerca de 70 km²) dista aproximadamente 700 km da Nova Caledônia e Nova Zelândia, e cerca de 1.200 km da Austrália. Portanto, a razão de espécies australianas e espécies da Nova Zelândia e Nova Caledônia dentro de um grupo pode ser usada como medida da capacidade de dispersão do mesmo. Conforme mostra a Figura 21.20, a proporção de espécies endêmicas na Ilha Norfolk é mais alta nos grupos com pouca capacidade de dispersão e mais baixa nos grupos com boa dispersão.

Analogamente, o Lago Tanganica, um dos lagos antigos e profundos da Grande Falha (*Great Rift*) da África, contém 214 espécies de peixes do grupo dos ciclídeos, muitos dos quais exibem especializações requintadas quanto ao tipo de alimento e à sua localização. Destas 214 espécies, 80% são endêmicas. Com uma idade estimada do lago de 9-12 milhões de anos, junto com a evidência de que os diversos grupos endêmicos divergiram há cerca de 3,5-5 milhões de anos, é provável que esta fauna incomparavelmente diversa de peixes endêmicos evoluiu dentro do lago a partir de uma linha ancestral única (Meyer, 1993). Já o Lago Rudolph, que há somente 5 mil anos se tornou um corpo d'água isolado, quando sua conexão com o sistema do rio Nilo foi interrompida, contém apenas 37 espécies de ciclídeos, das quais só 16% são endêmicas (Fryer e Iles, 1972).

FIGURA 21.19 Funções de incidência para diversas espécies nas ilhas Bismark, nas quais *J*, a proporção de ilhas ocupadas por uma espécie concreta, é relacionada a *S*, uma medida do "tamanho" da ilha (na realidade, corresponde ao número total de espécies de aves presentes nela). (a) Funções de incidência para duas "supervagabundas": ●, papa-moscas (*Monarcha cinerascens*); ○, pássaro-do-mel (*Myzomela pammelaena*). (b) Funções de incidência para o pombo *Chalcophaps stephani*, um colonizador competente e, aparentemente, um competidor efetivo. (c) Funções de incidência para três espécies restritas às ilhas maiores: ●, falcão (*Henicopernis longicauda*); ○, frango-d'água (*Rallina tricolor*); ·, garça (*Butorides striatus*) (segundo Diamond, 1975).

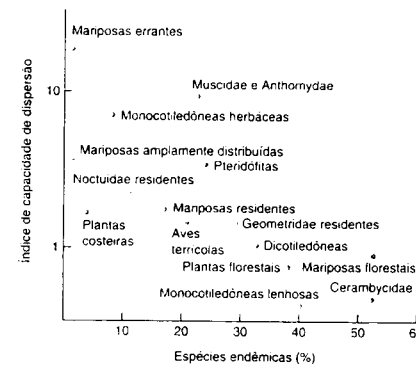



FIGURA 21.20 Na Ilha Norfolk, os grupos com pouca capacidade de dispersão possuem uma proporção mais alta de espécies endêmicas. Esses têm maior probabilidade de conter espécies que alcançaram a Ilha Norfolk a partir da Nova Caledônia ou da Nova Zelândia do que a partir da Austrália, que está mais distante. O contrário acontece com grupos com boa capacidade de dispersão (segundo Holloway, 1977).

21.6 Gradientes de riqueza em espécies

As Seções 21.3-21.5 demonstraram o quanto é difícil formular e testar explicações para as variações da riqueza em espécies. É mais fácil descrever padrões, especialmente gradientes, na riqueza em espécies. Estes serão discutidos a seguir. Contudo, para eles, igualmente, as explicações muitas vezes apresentam um alto grau de incerteza.

21.6.1 Gradientes latitudinais

Um dos padrões mais amplamente reconhecidos sobre riqueza em espécies é o aumento que ocorre dos pólos para os trópicos. Este padrão pode ser observado em uma grande variedade de grupos taxonômicos, incluindo árvores, invertebrados marinhos, mamíferos e lagartos (Figura 21.21). Além disso, o padrão pode ser visto em hábitats terrícolas, marinhos e de água doce.

Muitas explicações relacionadas às nossas discussões das Seções 21.3 e 21.4 têm sido propostas para esta tendência latitudinal geral da riqueza em espécies, mas nenhuma delas é definitiva para tal propósito. Em primeiro lugar, a riqueza das comunidades tropicais tem sido atribuída a uma maior intensidade de predação e a predadores mais especializados (Janzen, 1971; Clark e Clark, 1984). A predação mais intensa poderia reduzir a importância da com-

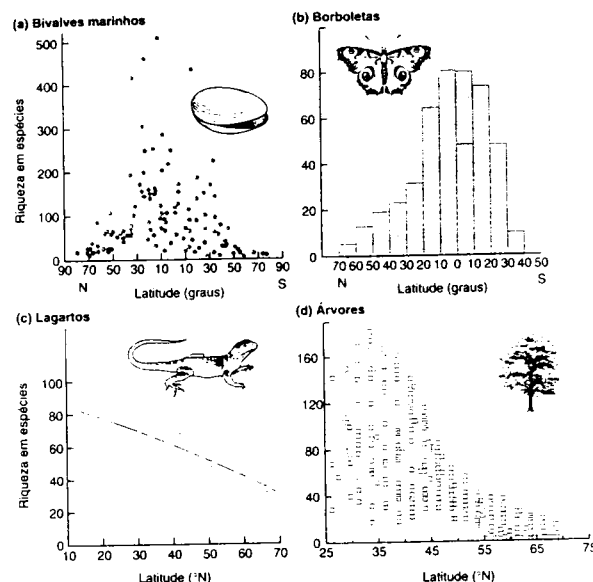



FIGURA 21.21 Padrões latitudinais de riqueza em espécies: (a) bivalves marinhos (segundo Flessa e Jablonski, 1995); (b) borboletas da família Papilionidae (segundo Sutton e Collins, 1991); (c) mamíferos quadrúpedes na América do Norte (segundo Rosenzweig e Sandlin, 1997); e (d) árvores na América do Norte (segundo Currie e Paquin, 1987).

petição, permitindo uma maior sobreposição de nichos e promovendo maior riqueza (ver Figura 21.1c). Contudo, mesmo se for mais intensa nos trópicos, o que não é uma certeza, a predação não pode ser a causa principal da riqueza nestas regiões, pois isto levanta a questão sobre a origem da riqueza dos próprios predadores.

Em segundo lugar, o crescimento da riqueza em espécies pode estar relacionado a um aumento da produtividade no sentido dos pólos para o equador. O comprimento da estação de crescimento aumenta dos pólos para os trópicos e, em média, certamente há mais calor e energia luminosa nas regiões tropicais. Conforme o discutido na Seção 21.3.1, isso pode estar associado a uma maior riqueza em espécies, embora, ao menos em alguns casos, possa ser observado o oposto (ou seja, aumento da produtividade com redução da riqueza).

Além disso, a luz e o calor não são os únicos determinantes da produtividade vegetal. Os solos tropicais freqüentemente possuem menores concentrações de nutrientes do que os solos de regiões temperadas. Por isso, a riqueza em espécies nos trópicos pode ser vista, nesse sentido, como um reflexo da sua *baixa* produtividade. De fato, os solos tropicais são pobres em nutrientes porque a maior parte destes está estocada na grande biomassa presente nessas regiões. Um argumento em favor da produtividade, portanto, pode percorrer o caminho como segue. A luz, a temperatura e os regimes hídricos dos trópicos levam a uma grande produção de biomassa nas comunidades, mas não necessariamente a comunidades mais diversas. Isto leva, contudo, a solos pobres em nutrientes e talvez a uma ampla gama de regimes luminosos, desde o chão da floresta até o dossel. Esses regimes luminosos conduzem a uma elevada riqueza em espécies vegetais e, assim, a uma alta riqueza em espécies animais. Certamente, a produtividade *sozinha* não explica uma tendência latitudinal em riqueza.

Alguns ecólogos têm evocado o clima das baixas latitudes como uma razão para a sua elevada riqueza em espécies. Especificamente, as regiões equatoriais são geralmente menos sazonais do que as temperadas, o que permite que as espécies sejam mais especializadas (isto é, que tenham nichos mais estreitos, ver Figura 21.1b). A maior "idade" evolutiva dos trópicos também tem sido proposta como uma razão para a sua maior riqueza em espécies (Flenley, 1993), e uma outra linha de argumento sugere que a repetida fragmentação e a união dos refúgios na floresta tropical promoveram diferenciação gênica e especiação, responsáveis por grande parte da elevada riqueza nas regiões tropicais (Connor, 1986). Tais idéias, apesar de plausíveis, são difíceis de serem comprovadas.

A hipótese de Terborgh (1973), como idéia final, é digna de destaque. A área da zona tropical é muito maior do que a das outras zonas latitudinais, e Rosenzweig (2003) sustenta que uma área maior significa mais espécies. Observe que, em tais áreas geográficas enormes, o foco não é o equilíbrio entre imigração e extinção (como foi o caso das ilhas na Seção 21.5.1), mas entre especiação e extinção. As espécies que habitam regiões mais extensas (ou seja, espécies tropicais) podem ter, em conseqüência, amplitudes geográficas maiores. Rosenzweig (2003) argumenta que espécies com distribuições mais amplas (e conseqüentemente populações maiores) são menos propensas à extinção (ver Seção 7.5) e têm mais probabilidade de especiação (alopatricamente, por causa de uma maior probabilidade de sua área de distribuição ser seccionada por uma barreira). Se é verdadeiro que as taxas de extinção são mais baixas e as taxas de especiação mais elevadas em regiões de maior extensão espacial, tais regiões deveriam ter também um equilíbrio de riqueza em espécies mais alto. Contudo, são escassas as evidências para respaldar essas suposições.

Em resumo, portanto, o gradiente latitudinal carece de uma explicação inequívoca, o que é surpreendente. Os componentes de uma possível explicação – tendências com a área, produtividade, estabilidade climática e assim por diante – são entendidos somente de uma maneira incompleta e rudimentar, e o gradiente latitudinal reúne estes componentes com outras forças, muitas vezes opostas: isolamento, severidade ambiental e assim por diante.

21.6.2 Gradientes em relação à altitude e à profundidade

Um decréscimo da riqueza em espécies com a altitude, análogo ao observado com a latitude, tem sido freqüentemente registrado em ambientes terrestres (por exemplo, Figura 21.22a, b). Por outro lado, alguns autores têm verificado um aumento monotônico com a altitude (por exemplo, Figura 21.22c), enquanto cerca da metade dos estudos sobre riqueza em espécies em relação à altitude têm descrito padrões em forma de domo (por exemplo, Figura 21.22d) (Rahbeck, 1995).

Pelo menos alguns dos fatores da tendência latitudinal na riqueza são também provavelmente importantes para explicar a tendências da altitude (embora os problemas para explicar a tendência latitudinal se apliquem igualmente para a altitude). Assim, as comunidades que vivem em altitudes elevadas quase invariavelmente ocupam áreas menores do que aquelas de terras baixas em latitudes equivalentes, e elas geralmente são mais isoladas de comunidades similares do que em locais de terras baixas. Portanto, os efeitos da área e do isolamento provavelmente contribuem para os decréscimos observados na riqueza em espécies com a altitude. Além disso, os declínios da riqueza em espécies muitas vezes têm sido explicados em termos de decréscimo da produtividade associados com temperaturas mais baixas e estações de crescimento mais curtas em altitudes mais elevadas, ou estresse fisiológico associados a extremos climáticos próximos aos topos de montanhas. Na verdade, a explicação para a relação positiva (inversa) entre a diversidade de formigas e a altitude na Figura 21.22c é, neste caso, que a preci-

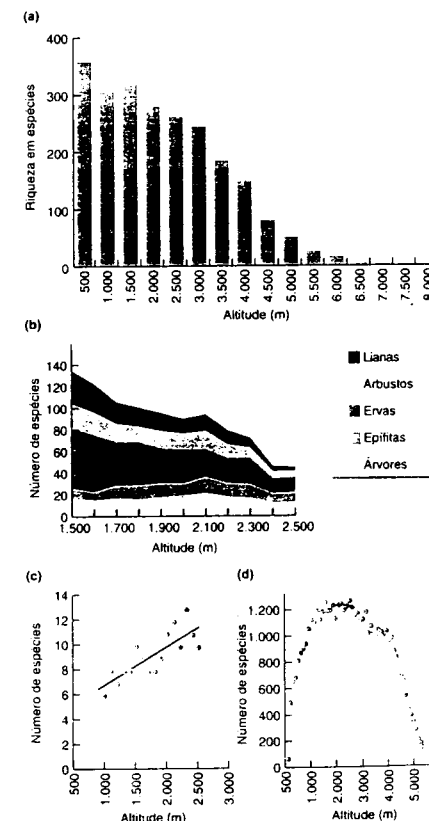



FIGURA 21.22 Relações entre riqueza em espécies e altitude para: (a) aves residentes nas Montanhas Himalaias nepalesas (segundo Hunter e Yonzon, 1992); (b) plantas na Sierra Manantlán, México (segundo Vasquez e Givnish, 1998); (c) formigas no Lee Canyon, Spring Mountains de Nevada, EUA (segundo Sanders *et al.*, 2003); e (d) plantas floríferas nas Montanhas Himalaias nepalesas (segundo Grytnes e Vetaas, 2002).

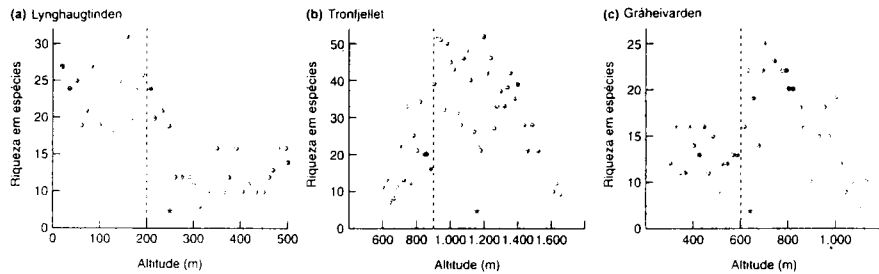



FIGURA 21.23 Diagramas de dispersão da riqueza em espécies em relação à altitude, para três transecções na Noruega. Em cada caso, o limite das árvores é indicado por uma linha tracejada e o ponto médio da transecção por um asterisco. (a) Lynghaugtinden mostra um declínio monotônico da riqueza com a altitude. (b) Tronfjellet exibe um padrão em forma de domo, com seu pico próximo ao ponto médio da transecção. (c) Gråheivarden apresenta um aumento da riqueza pouco acima do limite das árvores, seguido de um declínio em direção ao topo da montanha (segundo Grytnes, 2003).

pitação aumentou com a altitude, resultando em produtividade mais alta e condições fisiologicamente menos extremas em altitudes mais elevadas.

O conceito de "limites rígidos" proporciona a base para uma hipótese explicar as relações em forma de domo (Coldwell e Hurtt, 1994). Esta abordagem de modelo nulo admite a disposição aleatória de espécies entre um limite rígido superior (topo de montanha) e um limite rígido inferior (fundo de vale) e prevê uma relação simétrica em domo no meio do gradiente (que se torna mais estreita e íngreme à medida que os limites são aproximados). Grytnes e Vetaas (2002) modelaram o padrão altitudinal nas plantas floríferas do Himalaia e verificaram que a distribuição real (Figura 21.22d) ajustou-se melhor a um modelo que combina limites rígidos com um subjacente declínio monotônico da riqueza conforme a altitude.

Em um estudo revelador de transecções altitudinais na Noruega, Grytnes (2003) registrou diversos padrões de riqueza em plantas vasculares. A transecção mais setentrional, em Lynghaugtinden, mostrou um declínio monotônico, estando mais de acordo com a hipótese que relaciona o declínio da área ao aumento de altitude (Figura 21.23a). Tronfjellet, por outro lado, apresenta um padrão amplamente consistente com a hipótese do limite rígido, atingindo o pico da riqueza no meio da faixa de altitude e com declínios íngremes próximos aos limites (Figura 21.23b). Completando o quadro, Gråheivarden, a transecção mais meridional, revelou um padrão consistente com uma terceira hipótese: "efeito de massa". Esta se refere ao estabelecimento de espécies em locais onde não poderia haver a auto-manutenção de uma população, através do aporte de táxons provenientes de uma zona biótica adjacente. A transecção de Gråheivarden corroborou a predição do efeito de massa sobre o aumento da riqueza em espécies junto ao limite das árvores, em que as comunidades florestais e alpinas fazem contato (Figura 21.23c).

Em ambientes aquáticos, a mudança na riqueza em espécies com a profundidade mostra fortes semelhanças com o gradiente terrestre altitudinal. Em lagos maiores, as profundidades abissais frias, escuras e pobres em oxigênio contêm menos espécies do que as águas superficiais. Da mesma forma, em hábitats marinhos, as plantas estão confinadas à zona fótica (onde elas podem realizar a fotossíntese), que raramente se estende abaixo de 30 m. No oceano aberto, portanto, há um rápido decréscimo da riqueza com a profundidade, revertido somente por uma variedade de animais bizarros que vivem sobre o fundo oceânico. Curiosamente, contudo, em regiões costeiras, o efeito da profundidade sobre a riqueza em espécies de animais bentônicos (habitantes do fundo) produz um pico de riqueza a aproximadamente 1.000 m, possivelmente refletindo uma previsibilidade ambiental mais alta nesses locais (Figura 21.24). Em profundidades maiores, além da plataforma continental, a riqueza em espécies declina novamente, provavelmente devido à extrema escassez de recursos alimentares nas regiões abissais.

21.6.3 Gradientes durante a sucessão na comunidade

Vimos anteriormente (veja, por exemplo, Seção 16.7) como, em sucessões em comunidades, se não houver nenhuma perturbação adicional, o número de espécies inicialmente aumenta (devido à colonização), porém posteriormente decresce (devido à competição). Este padrão está bem-estabelecido para plantas, mas os poucos estudos sobre sucessão animal indicam, ao menos, um au-

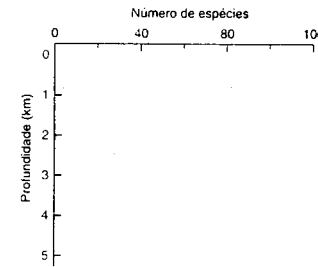



FIGURA 21.24 Gradiente de profundidade na riqueza em espécies do megabentos (peixes, decápodes, holotúrias e estrelas-do-mar) na costa sudoeste da Irlanda (segundo Angel, 1994).

mento paralelo na riqueza em espécies nos estágios iniciais de sucessão. A Figura 21.25 ilustra a sucessão para aves, que são encontradas em culturas rotativas em uma floresta pluvial tropical no nordeste da Índia e para insetos associados à sucessão em campos abandonados.

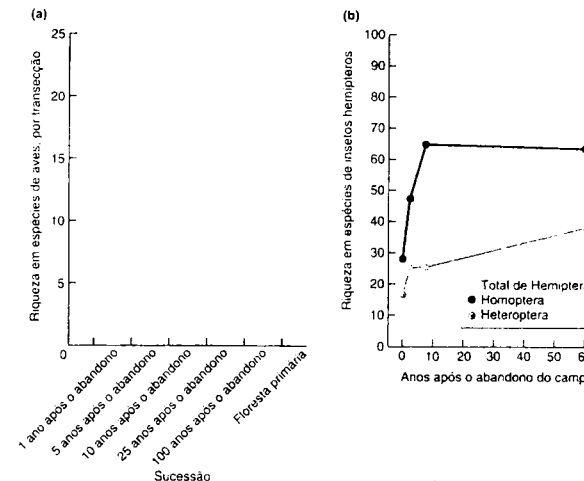
Em um certo grau, o gradiente sucessional é uma conseqüência necessária da colonização gradual de uma área por espécies de comunidades próximas, em estágios de sucessão mais avançados; ou seja, estágios tardios são mais saturados de espécies (ver Figura 21.1d). Contudo, isto é uma pequena parte da história, uma vez que a sucessão envolve um processo de substituição de espécies e não apenas a mera adição de novas espécies.

Na verdade, como em outros gradientes de riqueza em espécies, há um certo efeito em cascata na sucessão; um processo que aumenta a riqueza inicia um segundo, e assim por diante. As espécies iniciais serão aquelas com maior poder de colonização e competição por espaços abertos. Elas imediatamente fornecem recursos (e introduzem heterogeneidade) que não existiam anteriormente. Por exemplo, as plantas pioneiras geram zonas de esgotamento de recursos no solo que inevitavelmente aumentam a heterogeneidade espacial de nutrientes. As próprias plantas proporcionam uma nova variedade de micro-hábitats e, para os animais que se alimentam delas, oferecem uma gama muito maior de recursos alimentares (ver Figura 21.1a). O aumento da herbivoria e predação pode ter então um efeito retroativo que promove aumentos da riqueza em espécies (coexistência mediada pelo predador; ver Figura 21.1c), o que proporciona recursos adicionais e mais heterogeneidade, e assim sucessivamente. Além disso, a temperatura, a umidade e a velocidade do vento variam muito menos (ao longo do tempo) dentro de uma floresta do que em um local exposto de início de sucessão. Essa maior constância do ambiente pode propiciar uma estabilidade de condições e recursos que permite o estabelecimento e a persistência de espécies de especialistas (ver Figura 21.1b). Como acontece com os outros gradientes, a interação de muitos fatores dificulta distinguir causa de efeito. Porém, em relação ao gradiente sucessional de riqueza, o enlace de causa e efeito parece ser a essência deste padrão.

FIGURA 21.25 Aumento da riqueza em espécies durante sucessões. (a) Aves que seguem culturas rotativas em uma floresta pluvial tropical no nordeste da Índia (segundo Shankar Raman *et al.*, 1998). (b) Insetos hemípteros encontrados em sucessão de campo abandonado (segundo Brown e Southwood, 1983).

21.6.4 Padrões de riqueza em táxons no registro fóssil

Por fim, é interessante analisar os processos admitidos como instrumentos capazes de gerar os gradientes atuais de riqueza em espécies e aplicá-los às tendências ocorridas durante as épocas passadas. O registro fóssil incompleto tem sido sempre o maior impedimento ao estudo paleontológico da evolução. Contudo, alguns padrões gerais são conhecidos, e o nosso conhecimento sobre seis grupos importantes de organismos está resumido na Figura 21.26.

Até cerca de 600 milhões de anos, o mundo era povoado virtualmente apenas por bactérias e algas. Quase todos os filos de invertebrados marinhos entraram no registro fóssil há somente poucos milhões de anos (Figura 21.26a). Considerando que a introdução de um nível trófico superior pode aumentar a riqueza em um nível inferior, pode-se argumentar que o primeiro protista unicelular herbívoro provavelmente foi responsável pela explosão na riqueza em espécies no período Cambriano. O espaço aberto pela ingestão de monoculturas de algas, junto com a disponibilidade de células eucarióticas recentemente evoluídas, pode ter causado a maior explosão de diversificação evolutiva da história da Terra. Desde esta época, a riqueza taxonômica aumentou constantemente, mas de maneira errática (Figura 21.25a), com cinco assim-chamadas extinções em massa e muitas outras menores. A análise dos padrões dos picos de "recuperação" que seguiram os picos de extinção indica que o tempo médio de recuperação é de 10 milhões de anos (Kirchner e Weil, 2000).

O declínio dramático no número de famílias de invertebrados de águas rasas decorrente da extinção em massa no final do período Permiano (Figura 21.26a) poderia ter sido o resultado da junção dos continentes para formar o supercontinente único denominado Pangea. Essa união dos continentes produziu uma notável redução na área ocupada pelos mares rasos (que ocorrem na periferia dos continentes) e, assim, um marcado declínio da área de hábitats disponíveis para os invertebrados dessas águas pouco profundas. Além disso, naquela época, o mundo estava sujeito a um período prolongado de resfriamento global, em que enormes quantidades de água estavam retidas nas calotas polares e nos glaciais, causando uma ampla redução de ambientes marinhos rasos e quentes. Desse modo, uma relação espécie-área pode ser invocada para explicar a redução da riqueza dessa fauna. Em um contexto relacionado, Rosenzweig (2003) registrou uma correlação positiva significativa entre o número de espécies vegetais fósseis do hemisfério norte (procedentes de diversos períodos da história da Terra) e a área total da massa continental durante o intervalo de tempo em questão (11 períodos com listas não sobrepostas de espécies fósseis).

FIGURA 21.26 Curvas que mostram os padrões de riqueza em táxons através do registro fóssil. (a) Famílias de invertebrados de águas rasas (segundo Valentine, 1970). (b) Espécies de plantas vasculares terrícolas de quatro grupos: plantas vasculares primitivas, pteridófitas, gimnospermas e angiospermas (segundo Niklas *et al.*, 1983). (c) Principais ordens e subordens de insetos. Os valores mínimos são derivados de registros fósseis concretos; os valores máximos incluem registros "possíveis" (de Strong *et al.*, 1984). (d-f) Famílias de vertebrados: anfíbios, répteis e mamíferos, respectivamente (segundo Webb, 1987). Períodos geológicos: Cam, Cambriano; O, Ordoviciano; S, Siluriano; D, Devoniano; Carb, Carbonífero; P, Permiano; Tri, Triássico; J, Jurássico; C, Cretáceo; Tert, Terciário.

A análise dos restos fósseis de plantas vasculares terrícolas (Figura 21.26b) revela quatro fases evolutivas distintas: (i) uma proliferação de plantas vasculares primitivas, durante o Siluriano e a metade do Devoniano; (ii) uma radiação subseqüente de linhagens similares às pteridófitas, no final do Devoniano e no começo do Carbonífero; (iii) o aparecimento de espermatófitas no final do Devoniano e a radiação adaptativa para uma flora dominada pelas gimnospermas; e (iv) o aparecimento e a ascensão das plantas floríferas (angiospermas), no Cretáceo e no Terciário. Parece que, após a invasão inicial da terra, tornada possível pelo aparecimento das raízes, a diversificação de cada grupo vegetal coincidiu com um declínio no número de espécies dos grupos previamente dominantes. Em duas das transições (das plantas primitivas para as gimnospermas e destas para as angiospermas), esse padrão pode refletir o deslocamento competitivo de táxons mais antigos, menos especializados, por táxons mais recentes e supostamente mais especializados.

Os primeiros insetos indubitavelmente fitófagos são conhecidos a partir do Carbonífero. Depois disso, apareceram regularmente ordens mais modernas (Figura 21.216c), com a ordem Lepidóptera (borboletas e mariposas) sendo a mais recente, coincidindo com a ascensão das angiospermas. A evolução recíproca e a contra-evolução entre plantas e insetos herbívoros foram quase com certeza, e ainda são, mecanismos importantes que impulsionaram o aumento da riqueza em espécies observado tanto nas plantas terrícolas quanto nos insetos ao longo de sua evolução.

Por volta do final do último período glacial, os continentes eram muito mais ricos em animais de grande porte do que o são atualmente. Por exemplo, a Austrália foi o berço de muitos marsupiais gigantes; a América do Norte tinha seus mamutes, preguiças de solo gigantes e mais de 70 outros gêneros de grandes mamíferos; Nova Zelândia e Madagascar foram os ambientes naturais de aves não-voadoras gigantes, os moas (Dinorthidae) e a ave elefante (*Aepyornis*), respectivamente. Ao longo dos últimos 50 mil anos, aproximadamente, ocorreu uma grande perda desta diversidade biótica sobre a maior parte do planeta. As extinções, que afetaram particularmente os grandes animais terrícolas (Figura 21.27a), foram mais pronunciadas em algumas partes do mundo do que em outras. Elas ocorreram em momentos e lugares diferentes (Figura 21.27b), refletindo amplamente padrões de migração humana. Assim, a chegada à Austrália dos aborígenes ancestrais ocorreu há mais ou menos 40 mil anos; as pontas de lança de pedra tornaram-se abundantes nos Estados Unidos por volta de 11.500 anos; e os humanos chegaram a Madagascar e Nova Zelândia há aproximadamente mil anos. Portanto, parece provável que a chegada de caçadores humanos eficientes levou à rápida sobre-exploração de grandes presas vulneráveis e proveitosas. A África, onde os humanos se originaram, mostra bem menos evidências de perdas, talvez porque a coevolução dos grandes animais junto aos humanos primitivos lhes proporcionou um tempo suficiente para o desenvolvimento de defesas efetivas (Owen-Smith, 1987).

As extinções do Pleistoceno anunciaram a era moderna, na qual a influência de atividades humanas sobre as comunidades naturais tem aumentado dramaticamente (ver Capítulos 7, 15 e 22).

21.7 Riqueza em espécies e funcionamento dos ecossistemas

Nesta penúltima seção do capítulo, em vez de tentar discernir e explicar padrões na riqueza em espécies, ocorre uma mudança de foco, para abordar as conseqüências de variações na riqueza em espécies no funcionamento dos ecossistemas. Especificamente, tratamos da produtividade, da decomposição e do fluxo de nutrientes e água (discutidos de modo mais completo nos capítulos 11, 17 e 18). A compreensão do papel da biodiversidade nos processos dos ecossistemas é importante tanto por razões teóricas quanto práticas, pois isso tem implicações em como os humanos respondem à sua perda. Já discutimos os efeitos da riqueza sobre a estabilidade do funcionamento dos ecossistemas (ver Seção 20.3.6). Aqui, apresentamos exemplos de estudos de tipos diferentes de ecossistemas que revelam relações entre a riqueza em espécies e os próprios processos ecossistêmicos, antes de considerar as hipóteses referentes a tais relações.

21.7.1 Relações positivas entre riqueza em espécies e funcionamento dos ecossistemas

Como parte de um esforço de pesquisa internacional, foram usados protocolos padronizados em oito locais de campo na Europa, para investigar o efeito da redução na riqueza em espécies sobre a produtividade primária (medida como acúmulo de biomassa acima da

FIGURA 21.27 (a) A porcentagem de gênero de grandes mamíferos herbívoros que foram extintos nos últimos 130 mil anos é fortemente dependente do tamanho corporal (dados combinados das Américas do Norte e do Sul, Europa e Austrália) (segundo Owen-Smith, 1987). (b) Porcentagem de sobrevivência de grandes animais em três continentes e duas ilhas grandes (Nova Zelândia e Madagascar) (segundo Martin, 1984).

superfície do solo) de comunidades vegetais campestres, compostas de quantidades diferentes de espécies de gramíneas, leguminosas fixadoras de nitrogênio e outras espécies herbáceas (ervas). Enquanto os resultados detalhados diferiram entre os locais, houve uma redução log-linear global da produtividade média com a perda de espécies (Figura 21.28a). Para uma determinada riqueza em espécies, verificou-se também um declínio da produtividade com uma redução no número de grupos funcionais (gramíneas, leguminosas e ervas) (Figura 21.28b).

Jonsson e Malmqvist (2000) estudaram o efeito, sobre a decomposição, da riqueza em espécies das larvas de três espécies de plecópteros que se alimentam de folhas de árvores caídas em riachos. Toda a réplica tinha 12 larvas de plecópteros – 12 de uma espécie, seis de duas espécies ou quatro de três espécies (com 10 réplicas de todas a combinações possíveis). Durante um experimento de mesocosmo de 46 dias, foi encontrada uma relação positiva entre a taxa de perda de massa foliar e a riqueza em espécies (Figura 21.28c).

A decomposição microbiana da matéria orgânica do solo libera íons de amônio (mineralização do nitrogênio). Sete anos após o início de uma manipulação replicada da riqueza em espécies campestres em Minnesota, EUA, Zak e colaboradores (2003) encontraram uma relação positiva entre as taxas de mineralização em amostras de solo e a riqueza em espécies vegetais (Figura 21.28d). Em outro estudo, foi constatada também uma relação entre o fluxo de nutrientes e a riqueza em espécies de macrófitas submersas em mesocosmos simulando comunidades de terras úmidas – as algas sobre a superfície das macrófitas absorveram uma quantidade maior de fósforo (e a perda de fósforo total dos mesocosmos foi reduzida) quando mais macrófitas estavam presentes (Figura 21.28e).

21.7.2 Explicações contrastantes para as relações entre riqueza em espécies e processos ecossistêmicos

Em um debate intenso e às vezes cáustico (Kaiser, 2000; Loreau *et al.*, 2001), três hipóteses principais têm sido desenvolvidas para explicar as relações positivas entre a riqueza em espécies e o funcionamento de ecossistemas.

Por um lado, se as espécies mostram diferenciação de nichos (ver Capítulo 8), elas podem usar os recur-

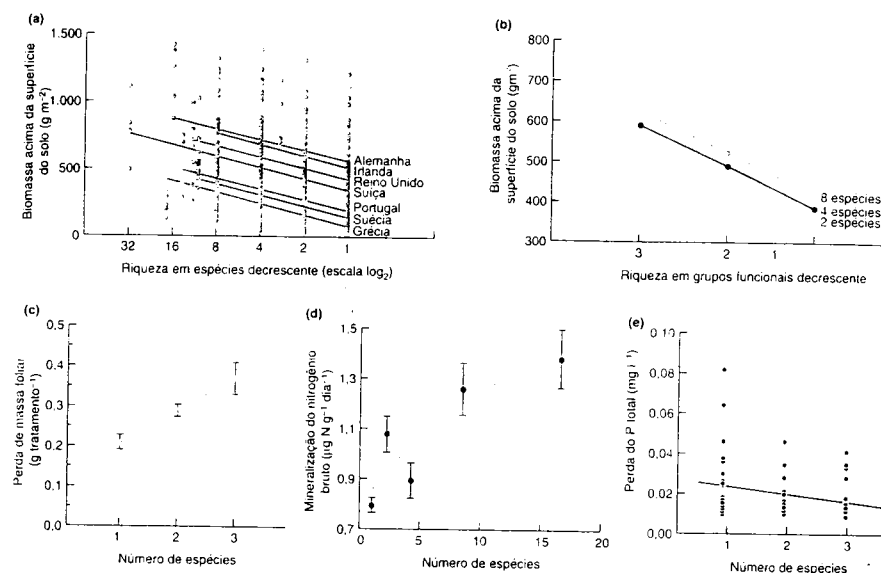



FIGURA 21.28 (a) Produtividade primária (medida com acúmulo de biomassa acima da superfície do solo, após dois anos) *versus* riqueza em espécies, em um grande número de comunidades campestres simuladas, em diferentes locais da Europa (as linhas de regressão são indicadas para cada país) (segundo Hector *et al.*, 1999). (b) Produtividade primária *versus* riqueza em grupos funcionais, em combinações de campos europeus (segundo Hector *et al.*, 1999). (c) Taxa de decomposição (perda de massa foliar) *versus* número de espécies de plecópteros (fragmentadores habitantes de riachos) (segundo Jonsson e Malmqvist, 2000). (d) Mineralização do nitrogênio bruto (por grama de solo) *versus* riqueza em espécies vegetais, em uma manipulação de campo com sete anos (segundo Zak *et al.*, 2003). (e) Taxa de perda de fósforo de mesocosmos contendo uma, duas ou três espécies de macrófitas submersas, simulando comunidades de terras úmidas (segundo Engelhardt e Ritchie, 2002).

sos de formas complementares, utilizando uma proporção maior de recursos disponíveis (ver Figura 21.1d) e contribuindo para um nível superior de produtividade do ecossistema (ou decomposição ou ciclagem de nutrientes). Esta é a *hipótese da complementaridade*.

Uma segunda idéia, a *hipótese da facilitação*, reconhece que algumas espécies podem exercer efeitos positivos sobre o papel ecossistêmico desempenhado por outras espécies. Por exemplo, algumas macrófitas submersas de terras baixas facilitam mais do que outras a colonização por algas (Figura 21.28d) (Engelhardt e Ritchie, 2002).

As hipóteses da complementaridade e da facilitação prevêem uma "sobre-produção", em que as taxas de produtividade ou de decomposição em comunidades constituídas de muitas espécies são mais rápidas do que em comunidades com poucas espécies. Qualquer uma dessas hipóteses se aplica em caso de se justificar a necessidade de manejo para a conservação da biodiversidade, a fim de manter o funcionamento do ecossistema.

Por outro lado, é possível que as relações positivas entre riqueza e funcionamento sejam artefatos das espécies, que acontecem por elas estarem reunidas experimentalmente. A assim chamada *hipótese do efeito da amostragem* sugere que quanto mais espécies estiverem presentes em uma assembléia, maior será a probabilidade de que esta contenha, fortuitamente, uma espécie altamente competitiva ou produtiva. Assim, as comunidades ricas em espécies, em média, podem ser mais produtivas porque têm mais probabilidade de conter uma espécie particularmente produtiva. Nesse caso, não se observa sobre-produção (uma monocultura de espécie produtiva não será menos produtiva do que uma comunidade com muitas espécies que contenha tal espécie) e não será o caso de conservar a biodiversidade *per se* para manter o funcionamento do ecossistema.

O estudo multinacional de Hector e colaboradores. (1999) produziu

resultados compatíveis com a hipótese da complementaridade, pois a produtividade campestre foi maior quando mais tipos funcionais vegetais estavam presentes, de certo modo como um provável reflexo da diferenciação de nichos. Contudo, o trabalho foi criticado por causa da falta de um teste conveniente para a sobre-produção e porque ao menos alguns dos padrões observados poderiam ser atribuídos ao efeito de amostragem, se *Trifolium pratense* (uma leguminosa fixadora de nitrogênio) estivesse na mistura (Kaiser, 2000). Mikola e colaboradores (2002), em um experimento em escala muito menor realizado em estufa, adotaram dois delineamentos diferentes. No primeiro, tal como Hector e colaboradores (2002), a partir de um conjunto, eles selecionaram espécies vegetais ao acaso, gerando uma gama de riquezas (delineamento da riqueza). No segundo, os níveis de riqueza incluíram deliberadamente réplicas de monoculturas, biculturas, triculturas e misturas de seis espécies (delineamento da composição e riqueza). Em ambos os casos, foi constatada uma relação positiva entre riqueza e produtividade (massa de toda a parte aérea); mas, enquanto no delineamento da riqueza 34% da variação total na produtividade foi explicada pela riqueza em espécies, no delineamento da composição e riqueza, esta explicou apenas 16% da variação. Mikola e colaboradores (2002) não encontraram evidências de sobre-produção e, além disso, observaram no segundo delineamento experimental que a produtividade foi bastante afetada pela presença de *Trifolium hybridum*, uma outra leguminosa fixadora de nitrogênio. Ambas as observações são compatíveis com a hipótese do efeito da amostragem.

Contudo, em outro experimento em escala de campo, delineado de modo que as monoculturas mais produtivas pudessem ser comparadas com parcelas de muitas espécies que incluíssem a espécie mais produtiva. Tilman e colaboradores (2001) colheram evidência de sobre-produção, verificando que muitas parcelas ricas em espécies tinham produtividade maior do que a monocultura de melhor desempenho. Além disso, houve claramente "sobre-produção" de decomposição quando mais espécies de plecópteros estiveram presentes no experimento em riachos de Jonsson e Malmqvist (2000) (ver Figura 21.28c).

É claro que os resultados de uma gama de manipulações experimentais da riqueza em espécies diferem até certo ponto daquilo que as três hipóteses supõem, e deve ser observado que estas não se excluem mutuamente. À medida que conhecimentos de novos estudos sejam acumulados, pode-se esperar o surgimento de generalizações. Por exemplo, pode ser que a complementaridade tenha destaque em situações em que a diferenciação de nichos seja mais marcada.

Nos estudos discutidos acima, foi enfatizada a manipulação da riqueza de um nível trófico (plantas ou detritívoros). Downing e Leibold (2002), ao contrário, investigaram o efeito de mudanças na riqueza em espécies através de níveis tróficos (uma, três ou cinco espécies em cada um dos três grupos – macrófitas, pastadores bentônicos e predadores invertebrados – em corpos d'água simulando mesocosmos naturais) sobre processos ecossistêmicos. Eles visaram desvincular os efeitos da riqueza em espécies da composição de espécies (o efeito da amostragem), através da colocação e replicação de sete combinações de espécies dentro de cada nível de riqueza. A produtividade do ecossistema (principalmente através do perifíton, do fitoplâncton e dos microrganismos) foi significativamente maior no nível de riqueza mais alto do que nos dois mais baixos; a respiração do ecossistema mostrou um padrão similar, mas não-significativo; já a decomposição (perda de peso de folhas das árvores) não exibiu relação com a riqueza. O efeito da composição de espécies sobre os processos ecossistêmicos foi ao menos tão significativo estatisticamente quanto o da riqueza em espécies (Figura 21.29) (Downing e Leibold, 2002).

De maneira geral, a previsão das conseqüências da continuidade da perda da biodiversidade pode ser esperada como complexa e difícil, a menos que as mudanças na composição sejam também consideradas, e isto acontece particularmente no contexto das teias alimentares integrais. Entretanto, paradoxalmente, enquanto globalmente a biodiversidade está diminuindo, a biodiversidade local comumente aumenta, devido à chegada de invasores (Sax e Gaines, 2003). Assim, um objetivo mais expressivo será, em muitos casos, determinar as conseqüências do aumento da biodiversidade local para os processos ecossistêmicos.

21.8 Avaliação dos padrões de riqueza em espécies

Há muitas generalizações que podem ser feitas sobre a riqueza em espécies de comunidades. Vimos como a riqueza pode ser mais alta em níveis intermediários de energia disponível no ambiente e de freqüência de perturbações e como ela diminui com uma redução da área insular ou com um aumento do isolamento insular. Verificamos, também, que a riqueza em espécies diminui com o aumento da latitude; ela declina ou mostra uma relação em domo com a altitude ou a profundidade dos oceanos. A riqueza cresce com o aumento da heterogeneidade espacial, mas pode decrescer com um aumento na heterogeneidade temporal (aumento da variação climática). Ela cresce, ao menos inicialmente, durante o curso da sucessão e com a passagem do tempo evolutivo. Entretanto, para muitas destas generalizações, podem ser encontradas exceções importantes, e para a maioria delas as explicações atuais não são inteiramente adequadas.

Os resultados de levantamentos descritivos da riqueza em espécies, à primeira vista, podem parecer em desacordo com o resultados de manipulações experimentais. Muitos experimentos, por exemplo, têm mostrado que o aumento do número de espécies leva a uma maior produtividade (ver Seção 21.7). Por outro lado, vimos na Seção 21.3.1 que ambientes mais produtivos podem conter mais ou menos espécies do que ambientes improdutivos. É importante entender que relações como estas são bidirecionais: as mudanças na biodiversidade podem ser tanto uma causa quanto uma conseqüência de mudanças na produtividade (Worm e Duffy, 2003), tornando o quadro mais complexo.

Desvendar os padrões de riqueza é uma das mais difíceis e desafiadoras áreas da ecologia moderna. Provavelmente, nenhum único mecanismo explica adequadamente um padrão particular, e é provável que os padrões em escalas locais sejam influenciados por processos que operam tanto em escala local como regional. Evidentemente, previsões e testes de idéias inequívocos são muitas vezes difíceis de elaborar, o que exigirá grande engenhosidade das futuras gerações de ecólogos. Devido à crescente importância de se reconhecer e conservar a biodiversidade do mundo, contudo, é crucial que cheguemos à compreensão profunda desses padrões em riqueza em espécies. No Capítulo 22, estimamos os efeitos adversos das atividades humanas e como eles podem ser remediados.

Resumo

Por que algumas comunidades contêm mais espécies do que outras? Existem padrões ou gradientes de riqueza em espécies? Há respostas plausíveis para as questões que formulamos, mas tais respostas de maneira alguma são conclusivas.

Em termos simples, o número de espécies que podem estar dispostas em uma comunidade é determinado pelo tama-

FIGURA 21.29 Respostas da (a) produtividade do ecossistema, (b) respiração do ecossistema e (c) decomposição à composição de espécies estabelecida com diferentes classes de riqueza. Os casos 1-7 são combinações únicas de espécies com riqueza baixa (uma espécie de cada um dos três grupos: macrófita, pastador bentônico e predador invertebrado), 8-14 com riqueza intermediária (três espécies de cada grupo) e 15-21 com riqueza alta (cinco espécies de cada grupo). A produtividade média foi significativamente mais elevada no caso de riqueza alta (as linhas pontilhadas mostram as médias totais para as classes de riqueza), mas não houve efeitos significativos da riqueza sobre a respiração ou a decomposição. A variabilidade dentro das classes de riqueza revela o forte efeito da composição de espécies sobre todos os processos ecossistêmicos (segundo Downing e Leibold, 2002).

nho dos nichos efetivos e o grau com que eles se sobrepõem, em relação à gama de recursos disponíveis. A competição e a predação podem modificar o resultado de modo previsível. Além disso, uma comunidade conterá mais espécies quanto mais completamente saturada ela estiver; um fenômeno que pode ser abordado por meio da relação entre diversidade local e diversidade regional (número de espécies que teoricamente poderiam colonizar).

Descrevemos a influência de uma gama de fatores espacial (produtividade, heterogeneidade espacial, severidades ambientais) e temporalmente variáveis (variação climática, idade ambiental, área de hábitat) sobre a riqueza em espécies, bem como os padrões de riqueza que aumentam, diminuem ou mostram padrão em "domo" em relação a estes fatores. As interações entre fatores (por exemplo, produtividade com pastejo ou perturbação) estão freqüentemente envolvidas na determinação dos padrões. Dedicamos uma atenção especial à teoria da biogeografia de ilhas e à interação entre imigração e extinção na determinação da riqueza em espécies – em relação à área insular e ao isolamento.

A seguir, retornamos aos gradientes de riqueza em espécies, trazendo exemplos que relacionam à latitude, altitude, profundidade, sucessão e história evolutiva. As explicações para estes padrões invocam todos os fatores discutidos anteriormente.

Na seção final, em vez de procurar discernir e explicar padrões de riqueza em espécies, mudamos o foco e abordamos as conseqüências das variações da riqueza em espécies para o funcionamento de ecossistemas, discutindo sucessivamente produtividade, decomposição e fluxo de nutrientes. A compreensão do papel da biodiversidade nos processos ecossistêmicos é importante por razões práticas, pois isto implica em saber como os humanos deveriam responder à perda da biodiversidade.

Este é o último capítulo de uma trilogia que trata das aplicações da teoria ecológica. No primeiro, Capítulo 7, consideramos como nosso entendimento no nível dos indivíduos e populações – relacionado à teoria do nicho, à teoria bionômica (da história de vida), ao comportamento de dispersão e à competição intra-específica – pode fornecer soluções para um grande número de problemas práticos. No segundo, Capítulo 15, discutiu-se como a teoria da dinâmica das interações interespecíficas pode auxiliar no controle de pragas e na exploração sustentável de populações selvagens. Esta síntese final reconhece que os indivíduos e as populações existem em uma teia de interações interespecíficas imersa em uma rede de fluxos de energia e nutrientes. Assim, trataremos da aplicação da teoria relativa à sucessão (Capítulo 16), às teias alimentares e ao funcionamento dos ecossistemas (Capítulos 17 a 20) e à biodiversidade (Capítulo 21).

A composição de uma comunidade dificilmente se manterá estática, e, como vimos no Capítulo 16, alguns padrões temporais são bem previsíveis. Os objetivos do manejo, por outro lado, com freqüência requerem condições estáticas – a produção anual de uma cultura agrícola, a restauração de uma certa combinação de espécies ou a sobrevivência a longo prazo de uma espécie ameaçada de extinção. O manejo às vezes será ineficiente nessas situações se os gestores ambientais não levarem em consideração os processos sucessionais (ver Seção 22.2).

Trataremos da aplicação da teoria acerca das teias alimentares e do funcionamento do ecossistema na Seção 22.3. Cada espécie de interesse para os gestores ambientais tem seu conjunto de competidores, de mutualistas, de predadores e de parasitos, e o reconhecimento dessas complexas interações é freqüentemente necessário para a identificação de ações de manejo (ver Seção 22.3.1). Os produtores rurais procuram maximizar o retorno econômico por meio da manipulação do ecossistema com irrigação e fertilização. Mas o escoamento de nutrientes das terras agrícolas, juntamente com o esgoto tratado e não-tratado produzido pelo homem, pode perturbar o funcionamento dos ecossistemas aquáticos por meio do processo de eutrofização cultural (aumento de nutrientes), do aumento da produtividade, da alteração das condições abióticas e da mudança na composição de espécies. A compreensão do funcionamento dos ecossistemas lacustres tem fornecido diretrizes para a "biomanipulação" de suas teias alimentares com a finalidade de reverter alguns efeitos adversos das atividades humanas (ver Seção 22.3.2). Além disso, o conhecimento do funcionamento dos ecossistemas terrícolas pode auxiliar na determinação de práticas agrícolas ótimas, em que a produtividade das culturas envolva a mínima entrada de nutrientes (ver Seção 22.3.3). A identificação dos objetivos da restauração dos ecossistemas (e a habilidade de monitorar se eles foram alcançados) requer o desenvolvimento de ferramentas para medir a "saúde do ecossistema", um tópico que será discutido na Seção 22.3.4.

Uma proporção muito grande da superfície do planeta é usada para, ou afetada negativamente por, habitação humana, indústria, mineração, produção e exploração de alimentos, o que faz com que uma das nossas necessidades mais urgentes seja o planejamento e a proteção de um conjunto de áreas por meio de um sistema de unidades de conservação. O incremento das reservas atuais pela adição de novas áreas precisa ser realizado de maneira sistemática para garantir que a conservação da biodiversidade seja obtida com um custo mínimo (já que os recursos são sempre limitados). A Seção 22.4 descreve como o nosso conhecimento sobre os padrões de riqueza em espécies (ver Capítulo 21) pode ser usado para o planejamento de redes de reservas, seja especificamente para a

conservação (ver Seção 22.4.1), seja para usos múltiplos, como uma combinação de extrativismo, turismo e conservação (ver Seção 22.4.2).

Finalmente, na Seção 22.5, lidaremos com uma realidade que os ecólogos aplicados não podem ignorar. A aplicação da teoria ecológica nunca pode ser realizada de forma independente. Primeiro, existem considerações econômicas que são inevitáveis – como os produtores rurais podem maximizar a produção ao mesmo tempo em que minimizam os custos e as conseqüências ecológicas adversas; como podemos estabelecer um valor econômico para (valorar) a biodiversidade e o funcionamento dos ecossistemas, a fim de que ele seja comparado aos lucros da exploração madeireira ou da mineração; como podemos maximizar os retornos das verbas limitadas disponíveis para a conservação? Tais questões são discutidas na Seção 22.5.1. Segundo, quase sempre existem considerações sociopolíticas (ver Seção 22.5.2) – quais métodos podem ser utilizados para conciliar os desejos de todos os grupos envolvidos, de produtores rurais e madeireiros a operadores de turismo e conservacionistas; os requisitos para o manejo sustentável deveriam ser estabelecidos por lei ou encorajados pela educação; como as necessidades e perspectivas dos povos nativos podem ser levadas em consideração? Essas questões vêm juntas na chamada base tripla da sustentabilidade, com suas perspectivas ecológicas, econômicas e sociopolíticas (ver Seção 22.5.3).

22.2 Sucessão e manejo

22.2.1 Manejando a sucessão em ecossistemas agrícolas

Os jardineiros e os agricultores investem um esforço considerável no combate à sucessão por meio do plantio de espécies desejadas e da remoção de competidores indesejáveis. Na tentativa de manter as características de um estágio sucessional inicial – o crescimento de uma gramínea anual altamente produtiva –, os agricultores são forçados a resistir à sucessão natural para plantas herbáceas perenes (e, depois, para arbustos e árvores; ver Seção 16.4.5). Menalled e colaboradores (2001) compararam o impacto de quatro sistemas de manejo agrícola sobre as comunidades de ervas daninhas que se desenvolveram no estado de Michigan, EUA, durante um período de seis anos (consistindo em duas rotações de milho para soja e, depois, para trigo). A biomassa aérea e a riqueza em espécies de ervas daninhas foram menores no sistema convencional (alta entrada externa de fertilizantes sintéticos e herbicidas, aração), intermediárias no sistema sem aração (alta entrada externa de produtos químicos, sem aração) e maiores nos sistemas de baixa entrada (baixa entrada externa de produtos químicos, aração) e orgânico (sem entrada externa de produtos químicos, aração) (Figura 22.1). Uma mistura muito variável de espécies de monocotiledôneas

FIGURA 22.1 (a) Biomassa de ervas daninhas e (b) riqueza em espécies de ervas daninhas em quatro tratamentos de manejo agrícola (ver legenda: seis réplicas de *plots* de 1 ha em cada tratamento), durante um período de seis anos, consistindo em duas rotações de milho (*Zea mays*) para soja (*Glycine max*) e, depois, para trigo (*Triticum aestivum*) (segundo Menalled *et al.*, 2001).

(gramíneas) e dicotiledôneas foi observada no tratamento convencional, e um conjunto igualmente imprevisível de gramíneas anuais dominou o tratamento sem aração. Por outro lado, as comunidades de ervas daninhas dos tratamentos de baixa entrada e orgânico foram mais constantes: uma dicotiledônea anual (*Chenopodium album*) e duas ervas daninhas perenes (*Trifolium pratense* e *Elytrigia repens*) foram as espécies dominantes sob estas condições. Menalled e colaboradores (2001) salientam as vantagens potenciais de um sistema de manejo que favoreça uma comunidade de ervas daninhas mais previsível, porque, nesse caso, tratamentos-controle podem ser planejados especificamente contra as espécies envolvidas.

Outras formas de "jardinagem" agrícola impõem menos problemas, devido ao modo como interrompem a sucessão. A benzoína é uma resina aromática – usada na fabricação de incenso, condimentos e produtos medicinais – que tem sido extraída da casca de árvores tropicais do gênero *Styrax* há centenas de anos. Ela também proporciona uma renda significativa para muitos camponeses de Sumatra que plantam jardins de *S. paralleloneurum* após limparem o sub-bosque de áreas de florestas tropicais montanas com 0,5 a 3,0 ha. Dois anos mais tarde, os camponeses podam todas as árvores de maior porte para permitir que a luz atinja as plântulas (os galhos podados são deixados no jardim), e a extração anual de resina começa após oito anos. A produção em geral declina após 30 anos, mas é possível coletar a resina por até 60 anos. Quando a extração de resina é interrompida, o jardim é abandonado para retornar à condição de floresta. Garcia-Fernandez e colaboradores (2003) identificaram três categorias de jardim: G1 era o mais semelhante a uma plantação, com poda intensiva e altas densidades de árvores de *S. paralleloneurum*, e G3 era o mais semelhante a uma floresta. A riqueza total em espécies de árvores era alta nas parcelas de floresta primária e "secundária" (30 a 40 anos após a interrupção da exploração dos jardins) e também nos jardins, exceto pela situação com manejo mais intenso, onde a riqueza era significativamente mais baixa (mas, todavia, com uma média de 26 espécies de árvore) (Figura 22.2a). Conforme previsto pela teoria da sucessão (ver Seção 16.4), as espécies clímax típicas de florestas maduras foram mais comuns nas florestas primárias e houve uma mistura mais homogênea de espécies de árvores pioneiras e do meio da sucessão nas florestas secundárias e nos jardins manejados menos intensamente (G3) (Figura 22.2b). Contudo, os jardins com uma intensidade de manejo intermediária ou alta foram dominados por árvores características de estágios intermediários da sucessão (principalmente porque as árvores de benzoína pertencem a este grupo). Não é incomum que os nativos conheçam uma ampla gama de usos das plantas da floresta. A Figura 22.2c mostra a representação de árvores nas parcelas de jardim e floresta segundo quatro classes de uso: nenhum uso conhecido (12%), uso na subsistência (alimentos, fibras ou remédios; 42%), uso nos mercados locais (23%) e uso no mercado internacional (23%). A categoria internacional dominou nos jardins intensivamente manejados (isto é, benzoína e seus produtos), e as árvores das categorias de subsistência e mercados locais estavam bem-representadas nos jardins manejados com menor intensidade e nas florestas primárias e secundárias. Embora o manejo da benzoína necessite da poda da vegetação competidora, a riqueza em espécies de árvores permanece relativamente alta mesmo nos jardins com maior intensidade de manejo. Essa forma tradicional de jardinagem florestal mantém uma comunidade diversa cuja estrutura permite a rápida recuperação da comunidade florestal após a interrupção da extração de resina. Ela representa um bom balanço entre desenvolvimento e conservação.

O fogo é uma importante ferramenta de manejo para o povo aborígine da Austrália, como o clã proprietário da área Dukaladjarranj no nordeste da Arnhem Land (Figura 22.3a). A queimada, para fornecer pastagem verde para os animais cinegéticos, é planejada pelos zeladores (aborígines com responsabilidades especiais sobre a terra) e enfoca inicialmente as gramíneas secas nas áreas mais altas, movendo-se progressivamente para locais mais úmidos à medida que estes secam ao longo da estação. Cada queimada em geral tem baixa intensidade e atinge uma pequena área, produzindo um mosaico de áreas queimadas e não-queimadas e, assim, uma diversidade de hábitats em diferentes estágios sucessionais (ver Seção 16.7.1). Próximo ao fim da estação seca, quando está muito quente e seco, as queimadas são interrompidas, exceto em situações controláveis, quando é necessário atear fogo em áreas previamente queimadas. Em uma colaboração entre aborígines e ecólogos, Yibarbuk e colaboradores (2001) provocaram incêndios experimentais para avaliar seu impacto sobre a flora e a fauna. Eles observaram que as áreas queimadas atraíram grandes cangurus e outras espécies cinegéticas preferidas e que importantes plantas utilizadas como fonte de alimento, como o inhame, permaneceram abundantes (resultados que dificilmente seriam uma surpresa para os colaboradores indígenas) (Figura 22.3b). A vegetação sensível ao fogo, em declínio em outros locais, como os bosques de *Callitris intratropica* e os urzais de arenito dominados por arbustos de mirtáceas e proteáceas, permaneceu bem-representada na área de estudo. Além disso, a área Dukaladjarranj assemelha-se ao Parque Nacional Kakadu, uma unidade de conservação com alta diversidade de vertebrados e plantas. Assim, Dukaladjarranj contém várias espécies raras e muitas outras espécies que têm declinado em áreas sem manejo e, além disso, uma representação notavelmente baixa de plantas e animais exóticos invasores. O regime tradicional, com suas várias queimadas pequenas e de baixa intensidade, contrasta dramaticamente com o padrão contemporâneo mais típico de queimadas intensivas e sem controle próximas ao final da estação seca. Estas queimadas se espalham ao longo de extensas áreas do oeste e do centro da Arnhem Land (às vezes cobrindo mais de 1 milhão de ha), que não são ocupadas e manejadas, e regularmente atingem a borda do planalto da Arnhem Land e os Parques Nacionais de Kakadu e

(a)

(b)

(c)

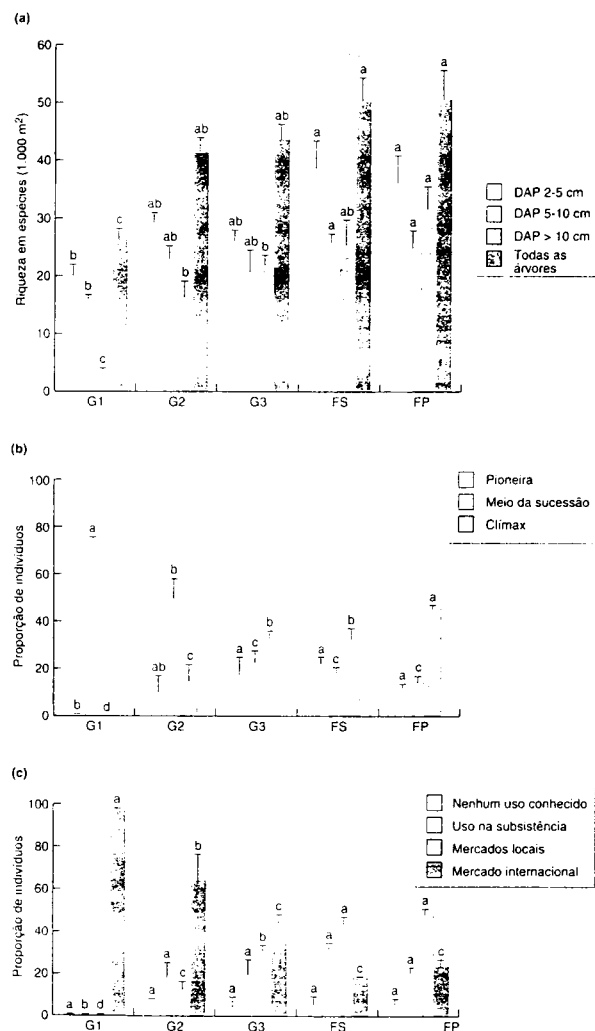



FIGURA 22.2 (a) Riqueza em espécies de árvores em diferentes classes de tamanho (DAP é o diâmetro na altura do peito) em três categorias de jardim de benzoina (G1 = mais intensamente manejado; G2 = intermediário; G3 = menos intensamente manejado), em floresta secundária (FS; 30-40 anos após o abandono dos jardins de benzoina) e em florestas primárias (FP). (b) Porcentagem de árvores em três categorias sucessionais. (c) Porcentagem de árvores em várias categorias de utilidade. Cada dado é baseado em três réplicas de *plots* de 1 ha. Letras diferentes sobre cada tipo de barra indicam diferenças estatisticamente significativas (segundo Garcia-Fernandez *et al.*, 2003).

Nitmiluk (Figura 22.3a). É possível que a ocupação contínua da área de estudo pelos aborígines e a manutenção de práticas tradicionais de manejo com fogo limitem o acúmulo de combustível (na forma de serrapilheira e de espécies de gramíneas que promovem a propagação do fogo), reduzindo a probabilidade de ocorrência de incêndios de grandes proporções que podem eliminar os tipos de vegetação sensíveis ao fogo. Um retorno ao estilo indígena de queimadas parece ser promissor na restauração e na conservação das espécies e comunidades ameaçadas nessas paisagens (Marsden-Smedley & Kirkpatrick, 2000) e fornece importantes

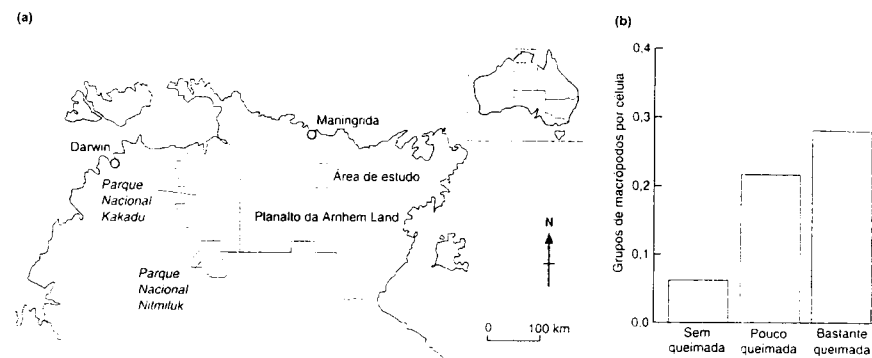



FIGURA 22.3 (a) Localização da área do estudo sobre manejo com fogo próxima ao extremo nordeste do Planalto de Arnhem no Northern Territory da Austrália; a localização de dois parques nacionais também é mostrada. (b) Número médio (± 2 EP) de grupos de cangurus avistados durante um levantamento realizado de helicóptero em *plots* com 0,25 km² com diferentes histórias recentes de queimada (segundo Yibarbuk *et al.*, 2001).

dicas para o manejo de áreas sujeitas ao fogo em outras partes do mundo.

22.2.2 Manejando a sucessão para a restauração

O objetivo da ecologia da restauração é, freqüentemente, a obtenção de um estágio sucessional estável (Prach *et al.*, 2001) e, de maneira ideal, do clímax. Uma vez que um uso indesejável da terra seja interrompido, os gestores ambientais não precisam intervir se estiverem preparados para esperar que a sucessão natural siga o seu curso. Assim, plantações abandonadas de arroz na região montanhosa da Coréia central passam de um estágio de gramíneas anuais (*Alopecurus aequalis*), por *forbs* (*Aneilema keisak*), juncais (*Juncus effusus*) e salgueiros (*Salix koriyanagi*), antes de atingirem uma comunidade de bosque de amieiros (*Alnus japonica*) rica em espécies e estável em um período de 10 a 50 anos (Figura 22.4) (Lee *et al.*, 2002). Não é possível contar sempre com a sucessão para promover a restauração de um hábitat, especialmente quando as fontes naturais de sementes são pequenas e distantes, mas este não era o caso no exemplo citado. De fato, a única intervenção ativa que vale a pena levar em consideração é a destruição dos diques artificiais dos arrozais para acelerar, em uns poucos anos, os primeiros estágios da sucessão.

Campos sujeitos à intensificação agrícola, incluindo a aplicação de fertilizantes e de herbicidas artificiais e regimes intensos de pastejo, têm muito menos espécies vegetais que campos sob manejo "tradicional" histórico. A restauração da biodiversidade nessas situações envolve uma sucessão secundária que normalmente demora mais de 10 anos; ela pode ser atingida pelo retorno a um regime tradicional sem fertilizantes minerais no qual a forragem é colhida em meados de julho (verão no Hemisfério Norte) e o gado é pastoreado no outono (o qual tem início em setembro no Hemisfério Norte) (Smith *et al.*, 2003). No entanto, ao contrário do caso dos arrozais cultivados nas montanhas discutido anteriormente, a recuperação da comunidade de campo nas planícies da Inglaterra pela colonização natural por meio da chuva de sementes ou do banco de sementes é um processo lento e incerto (Pywell *et al.*, 2002). Felizmente, a recuperação pode ser acelerada pela semeadura de uma mistura de sementes de muitas espécies de plantas desejáveis adaptadas às condições locais. Assim, em um estudo de quatro anos, que comparou a riqueza em espécies de gramíneas e *forbs* em *plots* que não foram semeados (regeneração natural a partir do restolho de cereais) com parcelas semeadas com uma mistura de sementes de mais de 25 espécies, as parcelas semeadas tiveram duas vezes mais espécies estabelecidas nos dois primeiros anos do que as parcelas sujeitas à regeneração natural (médias de 26,4 e 22 em comparação a 10,4 e 11,3, respectivamente). No quarto ano, havia pouca diferença na riqueza em espécies (22 *versus* 18,7), mas o tratamento semeado tinha uma composição de espécies que incluía as dos estágios finais do campo e era muito mais semelhante àquela encontrada em campos locais utilizados de forma não-intensiva (Pywell *et al.*, 2002).

Os objetivos da restauração freqüentemente incluem a recuperação não apenas das plantas, mas também dos componentes animais da comunidade. Devido à interferência da drenagem e das marés pela instalação de eclusas, aquedutos e diques, as marismas são, atualmente, muito mais raras do que no passado. A restauração da ação das

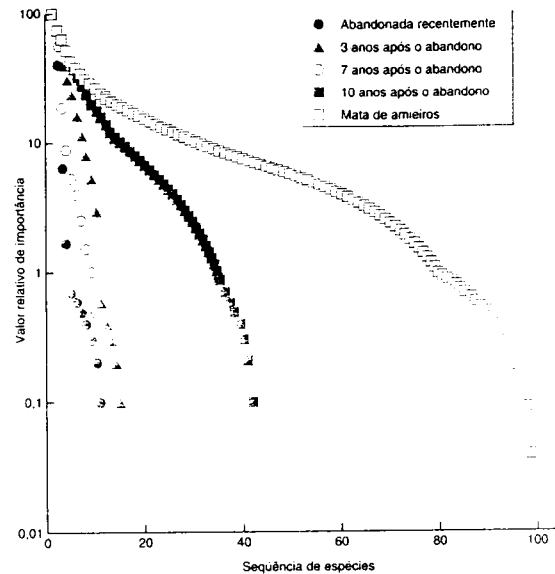



FIGURA 22.4 Diagrama de classes de abundância de espécies vegetais agrupadas pela idade das áreas (tempo desde o abandono dos arrozais). Os valores de importância representam a cobertura de solo relativa das espécies vegetais presentes. A mata de amieiros tem 50 anos de idade (segundo Lee *et al.*, 2002).

marés (pela remoção das eclusas, etc.) e, como conseqüência, da ligação entre as marismas, os estuários e o sistema costeiro mais amplo ao longo do litoral da Long Island Sound, do estado de Connecticut, EUA, levou à recuperação da vegetação das marismas, incluindo *Spartina alterniflora*, *S. patens* e *Distichlis spicata*. A recuperação foi relativamente rápida (aumentando a uma taxa de 5% da área total por ano) onde a invasão das marés era freqüente (isto é, em baixas altitudes e onde o lençol freático era mais próximo à superfície), mas foi lenta nas demais situações (cerca de 0,5% da área total por ano). Nos locais com recuperação rápida, a restauração de 50% da cobertura de plantas especialistas de marismas levou 10 a 20 anos para ser atingida. Os animais característicos das marismas seguiram um cronograma semelhante. Assim, em cinco locais de marismas na Ilha Barn que vêm se recuperando por períodos conhecidos (e para os quais marismas de referência próximas estão disponíveis para comparação), o molusco gastrópode da marisma *Melampus bidentatus* somente atingiu densidades comparáveis às condições de referência após 20 anos (Figura 22.5a). A comunidade de aves também levou 10 a 20 anos para atingir uma composição semelhante às circunstâncias de referência. Os generalistas das marismas que forrageiam e reproduzem tanto nas terras mais altas quanto nos banhados afetados pelas marés (como o manimbe [*Melospiza melodia*] e o pássaro-preto-de-asa-vermelha [*Agelaius phoeniceus*] dominaram os estágios iniciais da seqüência de restauração, antes de serem substituídos por especialistas em marismas, como a corruíra (*Cistothorus palustris*), a garça-branca-pequena (*Egretta thula*) e o maçarico-pintado (*Actitis macularia*) (Figura 22.5b). As comunidades típicas de peixes se recuperam mais rapidamente (em um período de 5 anos) na restauração de enseadas de marismas. Parece que a restauração de um regime de marés natural coloca as marismas na trajetória da restauração de todo o seu funcionamento ecológico, embora isso geralmente demore uma ou mais décadas. O processo pode, provavelmente, ser acelerado pelo plantio de espécies vegetais de marisma.

22.2.3 Manejando a sucessão para a conservação

Algumas espécies animais ameaçadas estão associadas a um estágio particular da sucessão, e sua conservação depende de um entendimento da seqüência sucessional; a intervenção pode ser necessária para manter seu hábitat em um estágio sucessional apropriado. Um exemplo intrigante é fornecido por um inseto gigante da Nova Zelândia, o *weta* (*Deinacrida mahoenuiensis*) (Orthoptera: Anostostomatidae). Essa espécie, a qual se acreditava estar extinta após ser comum em hábitats florestais, foi redescoberta na década de 1970 em um fragmento isolado de tojo (*Ulex europaeus*). Ironicamente, o tojo é uma erva daninha introduzida na Nova Zelândia, e, para controlá-lo, os produtores rurais investem tempo e esforço consideráveis. Seu gramado denso e espinhoso fornece refúgio para o *weta* gigante contra outras pragas introduzidas, especialmente os ratos, mas também ouriços terrestres, arminhos e gambás, os quais capturam facilmente os *wetas* em seu hábitat florestal original. O Departamento de Conservação da Nova Zelândia comprou essa importante área de tojo de seu proprietário, o qual insistia em permitir que o gado passasse o inverno na reserva. Os conservacionistas estavam insatisfeitos com isso, mas, mais tarde, o gado provou ser parte da salvação do *weta*. Ao abrir caminho através do tojo, o gado fornecia uma entrada para as cabras ferais que se alimentam do tojo, produzindo um gramado denso e espinhoso e prevenindo que o hábitat de tojo se desenvolvesse em um estágio impróprio para os *wetas*. Essa história envolve um único inseto endêmico ameaçado junto com um time completo de pragas introduzidas (tojo, ratos, cabras, etc.) e animais domésticos introduzidos (gado). Antes da chegada do homem à Nova Zelândia, os únicos mamíferos terrestres da ilha eram morcegos, e a fauna endêmica da Nova Zelândia tem-se mostrado extraordinariamente vulnerável aos mamíferos que chegaram com o homem. Contudo, ao manter a sucessão do tojo em um estágio inicial, o pastejo das cabras fornece um hábitat no qual o *weta* pode escapar da atenção dos ratos e dos outros predadores.

FIGURA 22.5 (a) Abundância relativa do gastrópode *Melampus bidentatus* (expresso como a densidade média na área de restauração dividida pela densidade em uma marisma de referência próxima) em cinco locais distribuídos em quatro marismas na Ilha Barn, estado de Connecticut, que diferem no tempo desde que um regime de marés natural foi restaurado. Uma abundância relativa de 1,0 indica completa recuperação dessa espécie. (b) Abundância relativa (recuperação/referência) de aves consideradas especialistas (▲) e generalistas (●) em marismas na Ilha Barn plotada em relação aos anos de restauração na época em que as contagens foram realizadas. Novamente, uma abundância relativa de 1,0 indica completa restauração da guilda de especialistas ou generalistas (segundo Warren *et al.*, 2002)

22.3 Teias alimentares, funcionamento e manejo do ecossistema

22.3.1 Manejo guiado pela teoria da teia alimentar

Os estudos que desvendam as complexas interações nas teias alimentares (tratadas no Capítulo 20) podem fornecer informação-chave para os gestores em relação a questões tão diversas quanto a minimização do risco de doenças humanas, o estabelecimento de objetivos para áreas marinhas protegidas ou a previsão das espécies invasoras com maior potencial para perturbar o funcionamento dos ecossistemas.

22.3.1.1 Doença de Lyme

A doença de Lyme (ou borreliose), a qual se não for tratada pode causar danos no coração e no sistema nervoso e levar a um tipo de artrite, afeta dezenas de milhares de pessoas ao redor do mundo a cada ano. Ela é causada por uma bactéria espiroqueta (*Borrelia burgdorferi*) transmitida por carrapatos do gênero *Ixodes*. Os carrapatos levam dois anos para passar por seus quatro estágios de desenvolvimento, os quais envolvem uma sucessão de hospedeiros vertebrados. Os ovos são depositados na primavera, e as larvas não-infectadas fazem uma única refeição de sangue em um hospedeiro (normalmente um pequeno mamífero ou ave) antes de se soltarem e fazerem a muda para o estágio de ninfa, que passará o inverno. Os hospedeiros infectados transmitem a espiroqueta para as larvas dos carrapatos, as quais permanecem contagiosas durante toda a sua vida (isto é, após terem mudado para ninfas e, depois, para adultos).

No ano seguinte, a ninfa procura um hospedeiro na primavera/início do verão para fazer outra refeição única de sangue; este é o estágio mais arriscado para a infecção humana, porque as ninfas são pequenas, de difícil detecção e se grudam nos hospedeiros em uma época de pico das atividades recreativas humanas nas florestas e parques. Entre 1 e 40% das ninfas carregam a espiroqueta na Europa e nos EUA (Ostfeld & Keesing, 2000). A ninfa solta-se do hospedeiro e muda para o estágio adulto, que faz uma última refeição de sangue e se reproduz em um terceiro hospedeiro, freqüentemente um mamífero maior, como um veado.

O mais abundante mamífero de pequeno porte hospedeiro no leste dos EUA, e de longe o mais competente transmissor da espiroqueta, é o rato-de-pata-branca (*Peromyscus leucopus*). Jones e colaboradores (1998) adicionaram frutos de carvalho, um alimento preferido dos ratos, no solo de uma floresta de carvalhos para simular um ano de eventual produção maciça e observaram que o número de ratos aumentou no ano seguinte e que a prevalência da infecção com espiroqueta nas ninfas dos carrapatos (*Ixodes scapularis*) aumentou dois anos após a adição dos frutos. Parece que, apesar da complexidade da teia alimentar da qual a espiroqueta faz parte, é possível prever anos com altos riscos de transmissão para os humanos com uma boa antecedência pelo monitoramento da produção de frutos de carvalho. Outro aspecto de interesse para os gestores ambientais é a evidência de que surtos de mariposas-praga, cujas lagartas podem causar desfolhação maciça da floresta, possuem maior probabilidade de ocorrência um ano após safras muito pequenas de frutos de carvalho, quando os ratos, que também se alimentam das pupas das mariposas, são raros (Jones *et al.*, 1998).

É importante enfatizar um último aspecto sobre a transmissão da doença. Os mamíferos, aves e répteis hospedeiros potenciais de carrapatos apresentam uma grande variação na eficiência de transmissão da espiroqueta para o carrapato. Ostfeld e Keesing (2000) levantaram a hipótese de que uma alta riqueza em espécies de hospedeiros potenciais resultaria em uma prevalência mais baixa da doença no homem, se a alta eficiência de transmissão da espécie-chave (tal como o rato-de-pata-branca) for diluída pela presença de um grande número de espécies menos competentes. (Observe que o que realmente importa é se o número total de indivíduos da espécie mais competente é "alagado" por um grande número de indivíduos das espécies menos competentes; a abundância relativa é importante, bem como a riqueza de espécies.) Ostfeld e Keesing produziram evidências a favor de sua hipótese na forma de uma relação negativa entre os casos da doença e a riqueza em pequenos mamíferos hospedeiros em 10 regiões dos EUA. Infelizmente, os casos da doença de Lyme foram concentrados nos estados mais ao norte, onde a riqueza em espécies era menor, o que sugere que tanto a doença quanto a riqueza de mamíferos seguem um padrão latitudinal. Assim, não foi possível determinar se a ligação entre as duas foi causal ou acidental. Contudo, essa é uma questão importante, porque uma relação negativa entre a diversidade de hospedeiros e a transmissão de doenças que envolvem vetores (incluindo a doença de Chagas, a peste e a febre hemorrágica do Congo) forneceria mais uma razão para os gestores agirem em prol da manutenção da biodiversidade.

22.3.1.2 *Manejo do estoque pesqueiro de abalone*

Às vezes, a biodiversidade pode ser muito alta para se atingir objetivos de manejo específicos! A pesca comercial e recreativa de abalones (gastrópodes da família Haliotidae) pode levar o estoque ao colapso por meio da sobrepesca. Os abalones adultos não se deslocam muito, e a proteção das ninhadas em áreas protegidas de seu hábitat marinho costeiro tem o potencial de promover a exportação das larvas planctônicas para incrementar as populações exploradas fora das reservas (ver Seção 15.4.2). No entanto, a função mais comum das áreas protegidas marinhas é a conservação da biodiversidade. Assim, uma questão importante que surge é se as áreas protegidas podem servir tanto aos objetivos do manejo dos estoques pesqueiros quanto aos da conservação da biodiversidade. Uma espécie-chave nos hábitats costeiros ao longo da costa do Pacífico da América do Norte, incluindo os do estado da Califórnia, é a lontra-marinha (*Enhydra lutris*). Caçada quase até a extinção nos séculos XVIII e XIX, hoje ela apresenta uma ampla e crescente distribuição em decorrência de seu *status* de espécie protegida. As lontras-marinhas comem abalones, e valiosos estoques pesqueiros do abalone-vermelho (*Haliotus rufescens*) se desenvolveram quando as lontras eram raras; atualmente, há a preocupação de que os estoques pesqueiros serão insustentáveis na presença das lontras-marinhas. Fanshawe e colaboradores (2003) compararam as características de populações do abalone em diferentes locais ao longo da costa da Califórnia que apresentavam variações na intensidade de exploração e na presença de lontras-marinhas: dois locais careciam de lontras-marinhas e tinham sido zonas de exclusão de pesca de abalone por, pelo menos, 20 anos; três locais não tinham lontras, mas permitiam a pesca recreativa; e quatro locais eram zonas de exclusão de pesca que continham lontras-marinhas. O objetivo era determinar se as áreas marinhas protegidas podiam ajudar a tornar a pesca do abalone sustentável quando todas as conexões da teia alimentar eram completamente restauradas. As lontras-marinhas e a exploração recreativa influenciaram de maneira semelhante as populações de abalone-vermelho, mas os efeitos foram muito mais fortes quando as lontras estavam presentes. As populações de abalone-vermelho nas áreas protegidas apresentavam densidades consideravelmente mais altas (15 a 20 abalones por 20 m^2) do que nas áreas com lontras-marinhas (< 4 abalones por 20 m^2), e as áreas exploradas geralmente apresentavam densidades intermediárias. Além disso, 63 a 83% dos abalones das áreas protegidas eram maiores do que o limite de exploração de 178 mm estabelecido por lei em comparação a 18 a 26% nas áreas de exploração e menos de 1% nas áreas com lontras. Finalmente, os abalones estavam restritos, na presença das lontras marinhas, principalmente a fendas nas rochas, onde eles são menos vulneráveis à predação. Áreas protegidas de uso múltiplo provavelmente não são factíveis onde um predador de topo de cadeia carismático se alimenta intensamente de presas visadas pela indústria pesqueira. Fanshawe e colaboradores (2003) recomendam a criação de categorias de áreas protegidas com função única, mas isso também pode não funcionar a longo prazo; a manutenção do *status quo* na medida em que as lontras-marinhas estão expandindo a sua distribuição eventualmente poderá necessitar de um controle das lontras, algo que poderá ser politicamente inaceitável.

22.3.1.3 *Invasões por peixes salmonídeos em rios e lagos*

Da mesma forma como as lontras-marinhas alteram o comportamento de suas presas (abalones), a truta-marrom (*Salmo trutta*) introduzida na Nova Zelândia modifica o comportamento dos invertebrados herbívoros (incluindo as náiades do efemeróptero *Deleatidium* spp.) que pastam nas algas dos leitos dos rios invadidos – a atividade diurna é reduzida significativamente na presença das trutas (Townsend, 2003). A truta-marrom utiliza principalmente a visão para capturar suas presas, e os peixes nativos que elas substituíram (*Galaxias* spp.) se baseiam em dicas mecânicas. Assim, as horas de escuridão proporcionam um refúgio contra a predação das trutas de maneira análoga às fendas ocupadas pelos abalones. Como se sabe, um predador exótico, como a truta, tem efeitos diretos sobre a distribuição de *Galaxias* spp., assim como o comportamento de efemérides não é uma surpresa, mas a influência também tem conseqüências no nível trófico das plantas. Três tratamentos foram estabelecidos em canais de fluxo artificial colocados em córregos: sem peixes, *Galaxias* spp. presentes ou trutas presentes, sob densidades naturais. Após 12 dias, a biomassa de algas foi mais alta onde as trutas estavam presentes (Figura 22.6a), em parte por causa de uma redução na biomassa de pastadores (Figura 22.6b), mas também devido à redução do pastejo (alimentação somente à noite) pelos pastadores remanescentes. Essa cascata trófica também alterou a taxa na qual a energia luminosa era capturada pelas algas (a produção primária líquida anual foi seis vezes maior em riachos com truta do que em riachos vizinhos com *Galaxias* spp.; Huryn, 1998) e isto, por sua vez, resultou em uma ciclagem mais eficiente do nitrogênio, o nutriente limitante nesses riachos (Simon *et al.*, 2004). Assim, elementos importantes do funcionamento do ecossistema, isto é, o fluxo de energia (ver Capítulo 17) e o fluxo de nutrientes (ver Capítulo 18), foram alterados por uma truta invasora.

Outros salmonídeos, como a truta-arco-íris (*Oncorhyncus mykiss*), têm invadido muitos lagos previamente desprovidos de peixes na América do Norte, onde tem sido registrado um acréscimo na biomassa vegetal (fitoplâncton). Uma redução na quantidade de pastadores bentônicos e planctônicos induzida pelos peixes é, em parte, a responsável por isso. Mas Schindler e colaboradores (2001) argumentam que a principal razão para o aumento na produção primária é o fato de as trutas se alimentarem dos invertebrados bênticos e litorâneos e, então, por meio de sua excreção, transferirem fósforo (o nutriente limitante)

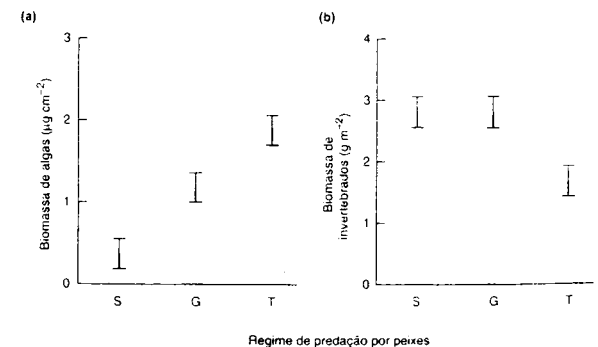



FIGURA 22.6 (a) Biomassa total de algas (clorofila *a*) e (b) biomassa de invertebrados (± EP) em um experimento realizado no verão em um pequeno riacho da Nova Zelândia. G = *Galaxias* spp. presentes; S = sem peixes; T = trutas presentes (segundo Flecker & Townsend, 1994).

para o hábitat do fitoplâncton. Em sua revisão sobre os impactos desses e de outros invasores de ambientes de água doce sobre a comunidade e o funcionamento do ecossistema, Simon e Townsend (2003) concluíram que os gestores responsáveis pela biossegurança deveriam dar atenção especial aos invasores que apresentam novos métodos de aquisição de recursos ou um nicho amplo que conecta compartimentos do ecossistema previamente desconectados.

22.3.1.4 Hipóteses conflitantes sobre as invasões

Uma hipótese amplamente citada na biologia da invasão relacionada às interações populacionais e de teia alimentar (ver Capítulos 19 e 20) é à riqueza em espécies (ver Capítulo 21) é a de que comunidades ricas em espécies são mais resistentes à invasão do que comunidades pobres em espécies. Isso está relacionado ao fato de os recursos serem melhor utilizados nas primeiras e haver uma maior probabilidade de existência de competidores e predadores que possam excluir os invasores em potencial (Elton, 1958). Com base nisso, à medida que os invasores se acumulam em um ecossistema, a taxa de ocorrência de novas invasões deveria ser reduzida (Figura 22.7a). Mas o oposto também tem sido postulado – a hipótese da "fusão invasora" (*invasional meltdown*) (Figura 22.7b) (Simberloff & Von Holle, 1999). Esta hipótese argumenta que a taxa de invasões aumentará com o tempo, em parte porque o comprometimento das espécies nativas promoverá novas invasões e, em parte, porque alguns invasores terão efeitos facilitadores, em vez de negativos, sobre a chegada de novas espécies exóticas. A revisão das invasões dos Grandes Lagos da América do Norte realizada por Ricciardi (2001) revela um padrão que corresponde à hipótese da fusão (Figura 22.7c). Das interações possíveis entre um par de espécies invasoras, a competição (–/–) e a predação (+/–) são normalmente ressaltadas. A revisão de Ricciardi é incomum, pois também considerou os mutualismos (+/+), os comensalismos (+/0) e os amensalismos (–/0). Um total de 101 interações de pares de espécies foi identificado, três casos de mutualismo, 14 de comensalismo, quatro de amensalismo, 73 de predação (herbivoria, carnivoria e parasitismo) e sete de competição. Assim, cerca de 17% dos casos registrados envolveram uma espécie invasora facilitando, direta ou indiretamente, o sucesso de outra. Um exemplo de facilitação direta é a provisão de alimento na forma de depósitos fecais e o aumento na heterogeneidade de hábitat realizada por mexilhões e que favorece outros invasores, como o anfípodo *Echinogammarus ischnus* (Stewart *et al.*, 1998). A facilitação indireta ocorreu nas décadas de 1950 e 1960, quando a lampréia marinha *Petromyzon marinus* eliminou os peixes salmonídeos predadores nativos em benefício de peixes invasores, como *Alosa pseudoharengus* (Ricciardi, 2001). Além disso, um terço dos casos de predação, na análise de Ricciardi, podem ser considerados como envolvendo "facilitação", pois uma nova espécie exótica se beneficiou de um invasor previamente estabelecido. Não conhecemos a aplicabilidade da hipótese da fusão invasora em diferentes ecossistemas, mas a experiência dos Grandes Lagos sugere que os gestores não deveriam deixar de tomar novas medidas de combate à invasão apenas porque vários invasores já se estabeleceram em um determinado ecossistema.

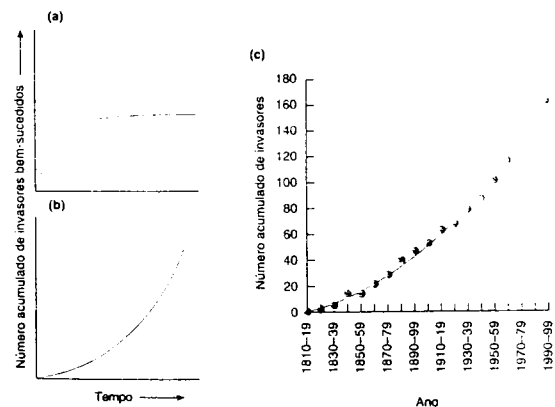



FIGURA 22.7 Tendências temporais previstas no número acumulado de invasões bem-sucedidas segundo (a) a hipótese da resistência biótica e (b) a hipótese da fusão invasora. (c) Número acumulado de invasores nos Grandes Lagos da América do Norte – o padrão concorda com a hipótese da fusão invasora (segundo Ricciardi, 2001).

22.3.2 O manejo da eutrofização pela manipulação das teias alimentares dos lagos

A entrada excessiva de nutrientes (principalmente o fósforo; Schindler, 1977) a partir de fontes como o esgoto e a lixiviação agrícola tem transformado muitos lagos oligotróficos "saudáveis" (pobres em nutrientes, com baixa produtividade vegetal, rico em macrófitas e com águas transparentes) em uma condição eutrofizada. Neste caso, grandes entradas de nutrientes levam a uma alta produtividade do fitoplâncton (às vezes dominada por espécies tóxicas), o que deixa a água turva e, nas situações mais críticas, leva à anoxia e à mortandade de peixes (ver Seção 18.4.3). Em alguns casos, a resposta óbvia de manejo é a redução da entrada de fósforo (pela alteração do local de despejo de esgoto, por exemplo), que pode provocar uma reversão rápida e completa. O Lago Washington fornece uma história de sucesso nesta categoria *reversível* (Edmondson, 1991), a qual inclui lagos profundos, frios e de fluxo rápido e lagos que foram submetidos à eutrofização cultural por curtos períodos (Carpenter *et al.*, 1999). No outro extremo dessa escala estão os lagos que parecem ser *irreversíveis* porque a mínima taxa de entrada de fósforo, ou a reciclagem de fósforo das reservas acumuladas nos sedimentos do lago, já é muito alta para permitir um retorno à oligotrofia. Isto aplica-se, principalmente, a lagos localizados em regiões ricas em fósforo (p. ex., relacionadas à química do solo) e lagos que receberam entradas muito grandes de fósforo durante um longo período. Em uma categoria intermediária, a qual Carpenter *et al.* (1999) se referiram como lagos *atrasados*, a eutrofização pode ser revertida pela combinação do controle das descargas de fósforo com intervenções, como o tratamento químico para imobilizar o fósforo no sedimento, ou uma intervenção biológica conhecida como biomanipulação. Nossa discussão enfoca esta última categoria porque ela depende de um conhecimento acerca das interações nas teias alimentares (ver Capítulo 20) entre os peixes piscívoros, os peixes planctívoros, o zooplâncton herbívoro e o fitoplâncton para guiar o manejo dos lagos na direção de um determinado ponto final ecossistêmico (Mehner *et al.*, 2002).

O principal objetivo da biomanipulação é a melhoria da qualidade da água pela redução da densidade de fitoplâncton, para, assim, aumentar sua transparência. A abordagem envolve um aumento no pastejo do zooplâncton sobre o fitoplâncton via uma redução na biomassa de peixes zooplanctívoros (pescando-os ou aumentando a biomassa de peixes piscívoros). Os principais sucessos ocorreram em lagos rasos onde os níveis dos nutrientes não eram muito altos (Meijer *et al.*, 1999). Lathrop e colaboradores (2002) foram mais ambiciosos do que a maioria na tentativa de biomanipular um lago eutrofizado relativamente grande e profundo, o Lago Mendoza, no estado de Wisconsin, EUA. Eles combinaram os objetivos de manejo de melhorar a qualidade da água e aumentar a pesca recreativa dos piscívoros *walleye* (*Stizostedion vitreum*) e lúcio (*Esox lucius*). Ao todo, mais de dois milhões de alevinos das duas espécies foram liberados a partir de 1987, e a biomassa de peixes piscívoros respondeu rapidamente e se estabilizou em 4 a 6 kg ha^{-1} (Figura 22.8a). A biomassa combinada de peixes zooplanctívoros diminuiu, conforme esperado, de 300 a 600 kg ha^{-1} antes da biomanipulação para 20 a 40 kg ha^{-1} nos anos seguintes. A redução na pressão de predação sobre o zooplâncton (Figura 22.8b) levou, por sua vez, a uma substituição dos pequenos fitoplanctívoros pastadores (*Daphnia galeata mendotae*) por pastadores maiores e mais eficientes, *D. pulicaria*. Depois de muitos anos, quando *D. pulicaria* era dominante, sua alta pressão de pastejo reduziu a densidade do fitoplâncton e aumentou a transparência da água (Figura 22.8c). A resposta desejada provavelmente teria sido mais enfática se não tivesse ocorrido um aumento nas concentrações de fósforo durante o período de biomanipulação, principalmente como um produto do aumento da lixiviação de origem agrícola e urbana. Lathrop e colaboradores (2002) concluíram que o estado de biomanipulação favorável de alta pressão de pastejo resultaria em melhorias adicionais à medida que novas ações de manejo visando à redução das entradas de fósforo fossem tomadas.

A eutrofização cultural tem efeitos igualmente dramáticos nos rios, nos estuários e nos ecossistemas marinhos. A eutrofização costeira tem-se tornado uma importante causa de preocupação. O Programa das Nações Unidas para o Meio Ambiente (PNUMA; *The United Nations Environment Program*, UNEP) relatou que 150 áreas marinhas ao redor do mundo sofrem regularmente de falta de oxigênio em conseqüência da decomposição de florações de algas que são estimuladas principalmente pelo nitrogênio oriundo da lixiviação de fertilizantes da agricultura e do esgoto de grandes cidades (UNEP, 2003).

22.3.3 Manejo de processos ecossistêmicos na agricultura

O uso intensivo da terra não está associado apenas à poluição com fósforo, mas também a um acréscimo na quantidade de nitrato, que é lixiviado até o lençol freático e depois até os rios e lagos, o que afeta as teias alimentares e o funcionamento do ecossistema (ver Seção 18.4.4). O excesso de nitrato também chega nos reservatórios de água potável, onde representa um problema de saúde, podendo contribuir para a formação de nitrosaminas e, em crianças pequenas, causar uma redução na capacidade do sangue de transportar oxigênio. A Agência de Proteção Ambiental dos Estados Unidos recomenda uma concentração máxima de nitrato de 10 mg l^{-1}.

As criações de porcos, gado e aves domésticas são as três principais responsáveis pela liberação de nitrogênio em áreas com agricultura industrial. Os dejetos ricos em nitrogênio oriundos da criação de aves domésticas em escala industrial são facilmente desidrata-

FIGURA 22.8 (a) Alevinos de dois peixes piscívoros liberados no Lago Mendoza; o principal esforço de biomanipulação teve início em 1987. (b) Estimativas da biomassa de zooplâncton consumida por peixes zooplanctívoros por unidade de área por dia. As principais espécies zooplanctívoras eram *Coregonus artedi*, *Perca flavescens* e *Morone chrysops*. (c) Média e amplitude da profundidade máxima de visibilidade de um disco de Secchi durante o verão (uma medida da transparência da água); as linhas verticais pontilhadas indicam os períodos nos quais a grande e eficiente pastadora *Daphnia pulicaria* era dominante (segundo Lathrop *et al.*, 2002).

dos e formam um fertilizante transportável, inofensivo e valioso na agricultura e na jardinagem. Por outro lado, os excrementos do gado e dos porcos contêm 90% de água e possuem um cheiro desagradável. Uma unidade comercial de engorda com capacidade para 10 mil porcos produz poluição equivalente a uma cidade com 18 mil habitantes. As leis, em muitas partes do mundo, têm restringido de forma crescente as descargas de dejetos agrícolas nos cursos d'água. A prática mais simples envolve o retorno do material para o solo como adubo semi-sólido ou como dejeto líquido pulverizado. Isso reduz a sua concentração no ambiente a valores semelhantes àqueles encontrados em um tipo de agricultura mais primitiva e sustentável, além de converter os poluentes em fertilizantes. No entanto, se os íons nitrato não forem novamente absorvidos pelas plantas, a chuva provocará sua lixiviação para o lençol freático. De fato, a separação dos animais domésticos e das culturas agrícolas em propriedades especializadas em apenas um destes tipos de atividade, ao contrário do que ocorre em propriedades mistas, tem sido responsável por uma importante contribuição à poluição dos cursos d'água com nitrato. Por exemplo, a produção de carne nos EUA tem-se concentrado em regiões com uma baixa produção de alimentos de origem vegetal (Mosier *et al.*, 2002). Assim, apenas 34% das 11 Tg de nitrogênio excretado pelos animais nos EUA em 1990 retornaram às plantações. Grande parte do restante deste nitrogênio chegará, eventualmente, nos cursos d'água.

A maior parte do nitrogênio fixado nas comunidades naturais está presente na vegetação e na fração orgânica do solo. À medida que os indivíduos morrem, eles contribuem com matéria orgânica para o solo. Sua decomposição libera dióxido de carbono, causando uma diminuição na razão entre carbono e nitrogênio; quando a razão se aproxima de 10:1, o nitrogênio começa a ser liberado da matéria orgânica do solo como íons amônio. Nas regiões aeradas do solo, os íons amônio são oxidados para nitrito e, então, para íons nitrato, os quais são lixiviados pela chuva através do perfil do solo. Ambos os processos, de decomposição da matéria orgânica e formação de nitratos, são mais rápidos no verão, quando a vegetação natural cresce com maior rapidez. Então, os nitratos podem ser absorvidos pela vegetação em crescimento na mesma velocidade em que são formados – e eles não ficam presentes no solo por tempo suficiente para que quantidades significativas sejam lixiviadas para fora da zona das raízes das plantas e perdidas da comunidade. Freqüentemente, a vegetação natural representa um ambiente com "nitrogênio no limite".

Por outro lado, há várias razões para os nitratos serem lixiviados mais facilmente dos solos agrícolas e florestas manejadas do que da vegetação natural.

1. Os solos agrícolas possuem pouca ou nenhuma vegetação viva para absorver os nitratos durante parte do ano (e a biomassa das florestas está abaixo de seu máximo durante muitos anos).
2. As plantações e as florestas manejadas são normalmente monoculturas que podem capturar nitratos apenas em suas próprias zonas de raízes, e a vegetação natural apresenta, freqüentemente, uma diversidade de sistemas radiculares e raízes a diferentes profundidades.
3. Quando a palha e os restos da atividade florestal são queimados, o nitrogênio orgânico que continham retorna ao solo como nitratos.
4. Quando as terras agrícolas são usadas por animais pastadores, seu metabolismo acelera a taxa de respiração do carbono, reduzindo a razão C:N e aumentando a formação e lixiviação de nitratos.
5. O nitrogênio nos fertilizantes agrícolas é aplicado normalmente apenas uma ou duas vezes ao ano, em vez de ser constantemente liberado, como ocorre durante o crescimento da vegetação natural; assim, ele é mais facilmente lixiviado e acaba chegando nos cursos d'água.

Devido ao fato de o nitrogênio não ser eficientemente reciclado nas terras agrícolas ou nas florestas manejadas, o cultivo repetido leva a perdas de nitrogênio do ecossistema e, conseqüentemente, a uma diminuição da produtividade das culturas. Para manter a produção, o nitrogênio disponível deve ser suplementado com o dos fertilizantes, sendo parte obtida pela mineração de nitrato de potássio no Chile e no Peru, mas a maioria provém do processo industrial de fixação de nitrogênio, que consome muita energia. Nesse processo, o nitrogênio é combinado cataliticamente com o hidrogênio sob alta pressão para formar amônia e, depois, nitrato. Os fertilizantes nitrogenados são aplicados na agricultura como nitratos ou como compostos de uréia e amônio (os quais são oxidados em nitratos). Contudo, não é correto considerar a fertilização artificial como a única prática que provoca a poluição com nitrato; o nitrogênio fixado pelas culturas de legumes – como alfafa, trevo, ervilha e feijão – também se transforma em nitrato que é lixiviado para os cursos d'água. A Figura 22.9 mostra como a quantidade de fertilizantes sintéticos e de culturas fixadoras de nitrogênio aumentou nos últimos 50 anos, o que continuará ocorrendo ao longo do próximo meio século (Tilman *et al.*, 2001), principalmente nos países em desenvolvimento.

Uma variedade de abordagens está disponível para combater os problemas do nitrato na água potável e da eutrofização, por exemplo, pela manutenção de cobertura vegetal no solo durante todo o ano, pelo uso de culturas mistas – em vez de monoculturas –, pela integração da produção animal e vegetal e, em termos mais gerais, pelo retorno da matéria orgânica para o solo, por meio da manutenção de estoques menores, do fornecimento de nitrogênio de acordo com as demandas da cultura e da utilização de fertilizantes avançados de "liberação controlada" (Mosier *et al.*, 2002). O papel desempenhado pelos simbiontes fixadores de nitrogênio (micorrizas fúngicas e rizóbios bacterianos) é particularmente interessante. Os simbiontes das raízes não aumentam a produtividade de forma consistente. Em vez disso, espécies diferentes, ou a mesma espécie sob diferentes condições de solo, podem variar de uma ação parasítica (quando agem como escoadouros dos recursos da planta na relação) a uma ação mutualística (quando eles melhoram significativamente a performance das plantas). Kiers e colaboradores (2002) argumentam que são necessárias pesquisas para determinar como as práticas de manejo das propriedades, incluindo a fertilização, a lavra e a rotação de culturas, influenciam as respostas de curto prazo e, ao longo de um período um pouco mais longo, a evolução dos simbiontes fixadores de nitrogênio. Esse conhecimento auxiliaria na identificação de regimes de manejo que favorecem as interações mutualísticas, em vez das parasíticas.

22.3.4 A saúde do ecossistema e sua avaliação

Muitos ecossistemas ao redor do mundo têm sido degradados pelas atividades humanas. Fazendo uma analogia com a saúde humana, os gestores freqüentemente descrevem os ecossistemas como "doentes" se a estrutura de suas comunidades (riqueza em espécies, composição de espécies e arquitetura da teia alimentar – ver Capítulos 16, 20 e 21) ou o funcionamento do ecossistema (produtividade, dinâmica de nutrientes, decomposição – ver Capítulos 17 e 18) tiverem sido muito modificados pelas pressões humanas. Os aspectos da saúde do ecossistema às vezes têm reflexos diretos sobre a saúde humana (quantidade de nitrogênio no lençol freático e na água potável, algas tóxicas em lagos e oceanos, riqueza em espécies animais hospedeiras que transmitem doenças para o homem em florestas de carvalho) e também sobre os processos naturais (serviços do ecossistema) que as pessoas valorizam, como o controle de enchentes, a disponibilidade de alimentos silvestres (incluindo os animais caçados e os fungos e as plantas colhidas) e as oportunidades recreativas. As estratégias de manejo são freqüentemente planejadas no contexto de *pressão* (ações humanas), *estado* (estrutura da comunidade e funcionamento do ecossistema resultantes) e *resposta* ao manejo (Figura 22.10) (Fairweather, 1999). Da mesma forma que os médicos usam indicadores na sua avaliação da saúde humana (temperatura corporal, pressão sangüínea, etc.), os gestores ambientais pre-

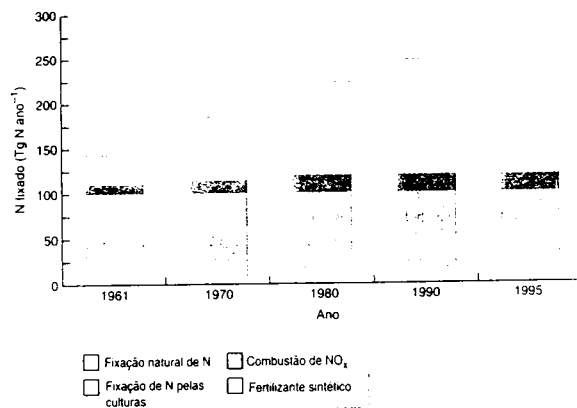



FIGURA 22.9 Estimativas da fixação global de nitrogênio em quatro categorias durante determinados anos desde 1961. A fixação natural de nitrogênio permaneceu constante, mas a fixação pelas culturas e na produção de fertilizantes sintéticos aumentou dramaticamente. A combustão de NO_x refere-se à oxidação de nitrogênio atmosférico durante a queima dos combustíveis fósseis; NO_x é depositado nos ecossistemas a sotavento (na direção do vento) (segundo Galloway *et al.*, 1995).

cisam de indicadores da saúde do ecossistema para auxiliá-los a estabelecer prioridades de ação e para determinar o quanto suas intervenções foram bem-sucedidas.

As florestas de pinheiro-ponderosa (*Pinus ponderosa*) do oeste dos Estados Unidos podem ser usadas para ilustrar a relação entre pressão, estado e resposta (Rapport *et al.*, 1998). Há uma gama de influências humanas em ação, mas Yazvenko e Rapport (1997) consideram que a pressão mais importante tem sido a exclusão do fogo (assim como vimos em relação ao ecossistema australiano descrito na Seção 22.2.1, as florestas de pinheiro-ponderosa evoluíram em uma situação em que são comuns incêndios naturais periódicos). Com a exclusão do fogo, o estado da floresta mudou para uma situação que apresenta uma menor produtividade e um aumento na mortalidade de árvores, padrões alterados de ciclagem de nutrientes e um aumento na taxa e magnitude de surtos de pragas e doenças das árvores. Essas propriedades alteradas podem servir de indicadores da saúde do ecossistema, e uma restauração bem-sucedida (resposta) será evidente quando os indicadores reverterem as tendências.

A saúde dos rios tem sido medida de várias maneiras, desde a avaliação de evidências abióticas da pressão (p. ex., concentrações de nutrientes e cargas de sedimento) até a composição da comunidade e o funcionamento do ecossistema (como a taxa de decomposição das folhas da vegetação pendente que cai

FIGURA 22.10 A ligação entre as *pressões* causadas pelas atividades humanas, o *estado* em termos de composição da comunidade e processos ecossistêmicos e a *resposta* ao manejo. Os efeitos adversos sobre os ecossistemas às vezes envolvem processos com valores claros em termos humanos; tais serviços do ecossistema impactados incluem redução nas oportunidades recreativas, má qualidade da água, comprometimento do controle natural de enchentes, impactos negativos sobre a vida silvestre que é explorada e sobre a biodiversidade em geral.

naturalmente nos rios; Gessner & Chauvet, 2002). Alguns índices de saúde incluem mais de um desses indicadores; em outros casos, os gestores se baseiam em uma única medida. Na Nova Zelândia, por exemplo, os responsáveis pela gestão dos rios usam o índice da comunidade de macroinvertebrados (ICM) (Starck, 1993). Esse índice é baseado na presença ou ausência de certos tipos de invertebrados de rio que diferem em sua capacidade de tolerar a poluição; rios saudáveis com muitas espécies que não toleram a poluição têm altos valores de ICM (120 ou mais), e rios "doentes" têm valores baixos (80 ou menos). A Figura 22.11a mostra a relação entre o ICM e a porcentagem da área de drenagem que foi desenvolvida (para pastagem ou desenvolvimento urbano; nesse caso, o desenvolvimento da terra é a pressão) para locais no rio Kakaunui na costa leste da South Island da Nova Zelândia.

Não devemos esquecer o fato de que o conceito de saúde do ecossistema é geralmente um conceito social. Um ecossistema saudável é aquele que a população humana acredita ser saudável, e diferentes grupos sociais têm idéias diferentes sobre isso (p. ex., os pescadores consideram que um rio está saudável quando contém muitos indivíduos grandes de suas espécies de peixe preferidas; os pais, quando seus filhos não ficam doentes ao nadar no rio; os conservacionistas, quando os peixes nativos são abundantes). O rio Kakaunui localiza-se dentro do território de um grupo Maori que desejava desenvolver uma ferramenta para que suas percepções acerca da saúde do rio fossem consideradas pelos gestores. Sua Medida Cultural de Saúde do Rio (MCSR) inclui componentes relacionados ao grau de impacto que as atividades humanas parecem ter sobre a área de drenagem, a zona ripária, as margens e o leito do rio. A MCSR (Figura 22.11b) mostrou-se fortemente correlacionada com o ICM, apesar do fato de não incluir nenhum componente invertebrado.

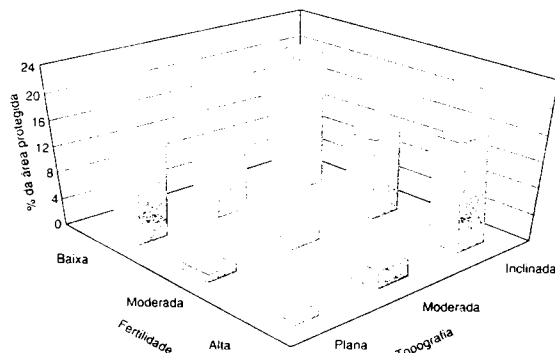
22.4 Biodiversidade e manejo

22.4.1 Selecionando unidades de conservação

A elaboração de planos de sobrevivência para uma espécie pode ser a melhor maneira de lidar com espécies sob grande risco de extinção e consideradas de importância especial (p. ex., espécies-chave, espécies evolutivamente únicas, grandes animais carismáticos que são fáceis de "vender" para o público). Contudo, é impossível tratar todas as espécies ameaçadas independentemente. Por exemplo, o US Fish and Wildlife Service calculou que seriam necessários US\$4,6 bilhões ao longo de 10 anos para recuperar completamente todas as espécies da lista de ameaçadas dos EUA (US Department of the Interior, 1990), e o orçamento anual para 1993 era de US\$60 milhões. Em face dessa escassez de recursos, há uma tendência crescente em relação à elaboração de planos de proteção multiespecíficos, em vez de planos para uma única espécie, embora isso inclua o risco de as necessidades específicas das espécies ameaçadas receberem atenção insuficiente. Assim, uma análise dos casos dos EUA mostraram que espécies contempladas em planos multiespecíficos apresentaram uma probabilidade significativamente mais alta em exibir tendências populacionais de declínio (Boersma *et al.*, 2002). Por essa razão, Clark e Harvey (2002) defendem o agrupamento de espécies de acordo com suas ameaças. Apesar de alguns problemas, no entanto, geralmente podemos esperar conservar uma maior biodiversidade se protegermos comunidades inteiras por meio da criação de áreas protegidas.

FIGURA 22.11 Relações entre a porcentagem de desenvolvimento da área de drenagem de locais ao longo do rio Kakaunui (para pastagem e uso urbano) e (a) o índice da comunidade de macroinvertebrados (ICM), comumente usado pelos gestores ambientais na Nova Zelândia, e (b) a Medida Cultural da Saúde do Rio (MCSR) (segundo Townsend *et al.*, 2004).

Unidades de conservação de vários tipos (parques nacionais, reservas naturais, áreas de manejo de uso múltiplo, etc.) cresceram em número e área ao longo do século XX, tendo a maior expansão ocorrido desde 1970. Contudo, as 4.500 unidades de conservação existentes em 1989 ainda representavam apenas 3,2% da superfície terrestre do planeta. Na melhor das hipóteses, e considerando-se a vontade política, talvez 6% da superfície terrestre venha a ser eventualmente protegida – o resto seria considerado necessário para fornecer os recursos naturais para a população humana (Primack, 1993). Embora compreensível, é também perturbador o fato de boa parte das reservas ser estabelecida em terras que ninguém deseja (Figura 22.12). Áreas com alta riqueza de espécies e dentro da distribuição de espécies vegetais e animais ameaçadas sobrepõem-se freqüentemente com centros populacionais humanos (Figura 22.13). Dessa forma, embora a proteção de regiões selvagens remotas tenha valor e seja relativamente fácil, a conservação da máxima diversidade exigirá um enfoque maior nas áreas de alto valor para a humanidade.

As prioridades para a conservação dos ambientes marinhos, as quais largaram atrás dos esforços para proteger os ambientes terrestres, estão sendo agora abordadas com urgência. Em termos taxonômicos, a maior parte da biota mundial é encontrada nos oceanos (32 dos 33 filos animais conhecidos são marinhos; 15 desses filos são exclusivamente marinhos), e as comunidades marinhas estão sujeitas a um grande número de influências potencialmente adversas, incluindo a sobrepesca, a perturbação do hábitat e a poluição oriunda de atividades desenvolvidas no ambiente terrestre. Existem algumas distinções fundamentais entre os ecossistemas marinhos e terrestres que precisam ser lembradas durante o planejamento de unidades de conservação marinhas. A mais importante delas é a maior "abertura" das áreas marinhas, as quais apresentam uma dispersão de longo alcance de nutrientes, matéria orgânica e inorgânica, organismos planctônicos e propágulos reprodutivos de espécies bentônicas e peixes (Carr *et al.*, 2003; ver também Seção 15.4.2).

O objetivo geral das unidades de conservação, sejam terrestres ou marinhas, é a representação da biota de cada região de maneira a separar a biodiversidade dos processos que a ameaçam. Margules e Pressey (2000) recomendam as seguintes etapas para um planejamento de conservação sistemático.

1. Compile os dados sobre a biodiversidade e sobre a distribuição das espécies raras e ameaçadas da região em questão.
2. Identifique os objetivos da conservação e estabeleça metas explícitas de conservação para as espécies e tipos de comunidade, bem como metas quantitativas em relação ao tamanho mínimo das reservas e sua conectividade.
3. Revise o sistema de unidades de conservação existente na região para medir em que extensão as metas quantitativas já foram atingidas e para identificar as ameaças iminentes para as espécies e os tipos de comunidade pouco representados.
4. Selecione áreas de proteção adicionais para aumentar as reservas existentes de forma a melhor atingir as metas de conservação (discutido em mais detalhe a seguir).
5. Implemente ações de conservação após decidir a forma de manejo mais apropriada para cada área e estabelecer um cronograma de implementação se os recursos financeiros não forem suficientes para realizar todas as ações simultaneamente.
6. Mantenha o valor das unidades de conservação e monitore os indicadores-chave que refletirão o sucesso do manejo, modificando-o se necessário.

FIGURA 22.12 As áreas protegidas no sudoeste da Austrália estão mais freqüentemente situadas em áreas com grande declividade e áreas pouco produtivas que não são visadas para a agricultura ou o desenvolvimento urbano (segundo Pressey, 1995; Bibby, 1998).

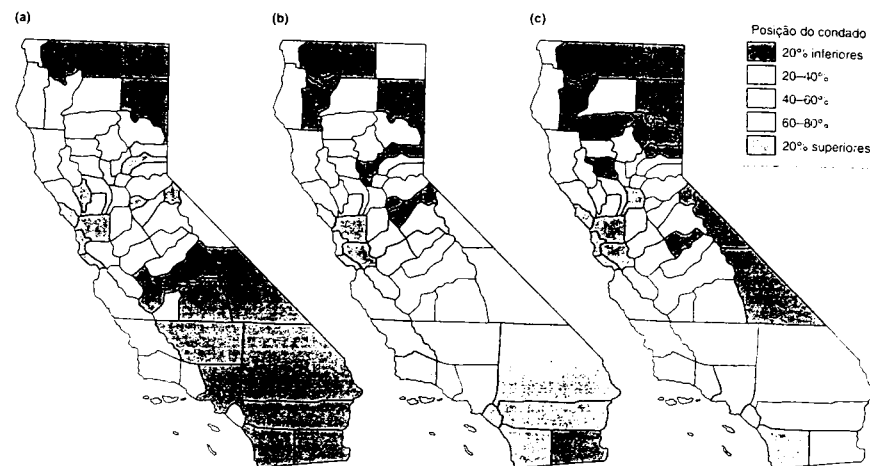



FIGURA 22.13 Condados do estado da Califórnia classificados segundo (a) riqueza de espécies vegetais (número por área amostrada com 2.59 km²); (b) proporção de espécies vegetais listadas como ameaçadas; e (c) densidade populacional humana (segundo Dobson *et al.*, 2001).

Sabemos que as biotas de diferentes locais variam em relação à riqueza em espécies (centros de diversidade – ver Seção 21.1), ao grau no qual sua biota é única (centros de endemismo) e ao grau no qual sua biota está ameaçada (*hot spots* de extinção [áreas-chave para a proteção da biodiversidade mundial], por exemplo, devido à iminente destruição dos hábitats). Um desses critérios – ou uma combinação deles – pode ser usado para estabelecer prioridades quanto às áreas potenciais para proteção (Figura 22.14). Além disso, se fôssemos dar um peso menor ao valor de "existência" das espécies (cada espécie é igual) e um peso maior ao valor potencial das espécies que podem fornecer benefícios futuros para o homem (como fonte de alimento, remédios, animais domésticos ou de estimação, etc.), poderíamos priorizar os locais que contêm um maior número de espécies provavelmente úteis (centros de utilidade).

Mas a biodiversidade engloba mais do que apenas a riqueza em espécies. A seleção de novas áreas também deveria tentar garantir a proteção de representantes da maior variedade de comunidades e ecossistemas possível. Dois princípios-chave aqui são a *complementaridade* e a *importância* (Pressey *et al.*, 1993).

Com a limitação de recursos financeiros, a estratégia ideal é avaliar o conteúdo das áreas candidatas e proceder em etapas, selecionando a cada etapa a área que é mais complementar às outras em relação às suas características. Atualmente, existe uma variedade de algoritmos para realizar essa tarefa de maneira eficiente. Por exemplo, um algoritmo valoriza mais o grau de singularidade da comunidade ou do sistema de solos, e outro prioriza a raridade média dos sistemas de solo presentes em diferentes locais (Figura 22.15a).

Uma abordagem relacionada, porém sutilmente diferente, identifica a importância como uma medida fundamental do valor de conservação de um local. A importância é um índice da contribuição potencial que uma área fará em relação a uma determinada meta de conservação e o grau de prejuízo às opções de conservação se a área for perdida (Figura 22.15b). As noções de complementaridade e importância podem ser igualmente aplicáveis a estratégias elaboradas para maximizar a riqueza em espécies. Contudo, os algoritmos de complementaridade para riqueza em espécies deveriam ser implementados com cuidado, pois tendem a selecionar áreas marginais da distribuição das espécies com uma freqüência maior do que seria esperado ao acaso (Araújo & Williams, 2001), e as espécies raras podem ter um pior desempenho nas margens de sua distribuição do que no seu centro.

Uma aplicação talvez surpreendente da teoria da biogeografia de ilhas (ver Seção 21.5) refere-se à conservação da natureza. Isso ocorre porque muitas unidades de conservação estão cercadas por um "mar" de hábitat tornando inadequado pelo homem e, portanto, hostil a muitas espécies. Então, o estudo das ilhas em geral nos fornece "princípios de planejamento"

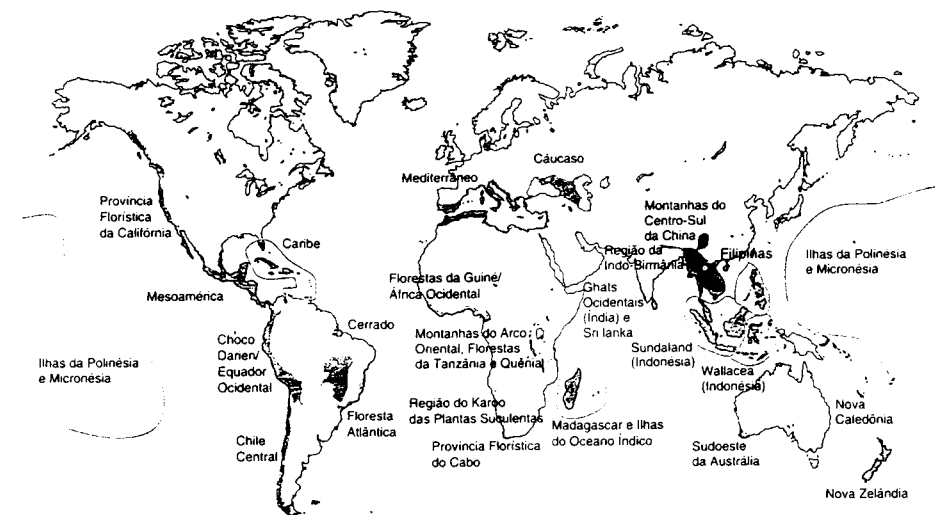



FIGURA 22.14 Distribuição das áreas-chave para a conservação da biodiversidade mundial (*hot spots* da biodiversidade) onde concentrações excepcionais de espécies endêmicas estão sofrendo com uma gigantesca perda de hábitat. Mais de 44% de todas as espécies de plantas vasculares da Terra e 35% de seus vertebrados (exceto peixes) estão confinados nos 25 *hot spots* que perfazem apenas 1,4% da superfície terrestre do planeta (segundo Myers et al., 2000)*.

* N. de T. Em 2005, nove outros *hot spots* foram identificados, elevando o seu número para 34. Essas 34 áreas prioritárias perfazem 2,3% da superfície terrestre e abrigam 50% das plantas vasculares e 42% dos vertebrados terrestres do mundo. Além disso, eles contêm 75% das espécies mais ameaçadas de mamíferos, de aves e de anfíbios do planeta.

que podem ser usados no planejamento de unidades de conservação? A resposta é um cauteloso "sim" (Soulé, 1986); alguns aspectos gerais devem ser mencionados.

1. Um problema que os biólogos da conservação às vezes enfrentam é a decisão acerca da criação de uma única unidade de conservação grande ou de várias pequenas que somadas englobam a mesma área total da unidade grande (às vezes referido como o debate SLOSS [do inglês *Single Large Or Several Small* = Uma Grande Ou Várias Pequenas]). Se cada uma das unidades pequenas abrigar as mesmas espécies, então seria preferível construir a reserva maior na expectativa de que conservaria mais espécies (tal recomendação é derivada da relação espécies-área discutida na Seção 21.5.1).
2. Por outro lado, se a região como um todo for heterogênea, então cada uma das reservas pequenas poderá suportar um grupo diferente de espécies, e o número total de espécies conservadas poderia exceder a biodiversidade conservada pela reserva grande. De fato, conjuntos de pequenas ilhas tendem a conter mais espécies do que uma área comparável composta por uma ou poucas ilhas grandes. O padrão é semelhante para as ilhas de hábitat e, de forma mais significativa, para os parques nacionais. Assim, vários parques pequenos contêm mais espécies do que parques maiores contendo a mesma área em estudos com mamíferos e aves nos parques do leste da África, mamíferos e lagartos nas reservas australianas e grandes mamíferos em parques nacionais nos EUA (Quinn & Harrison, 1988). Parece provável que a heterogeneidade do hábitat seja uma característica geral de importância considerável na determinação da riqueza em espécies.
3. Um aspecto de importância particular é que as extinções locais são eventos comuns (ver Seção 7.5) e, por isso, a recolonização de fragmentos de hábitat é crítica para a sobrevivência de populações fragmentadas. Assim, precisamos dar uma atenção especial às relações espaciais entre os fragmentos, incluindo o fornecimento de corredores para a dispersão. Os corredores podem apresentar desvantagens potenciais – por exemplo, eles podem facilitar o alastramento de catástrofes entre os fragmentos, como incêndios ou agentes patogênicos –, mas os argumentos a seu favor são persuasivos. Na verdade, altas taxas de recolonização (mesmo que isso signifique que os gestores ambientais necessitem translocar indivíduos entre os fragmentos) podem ser indispensáveis para a conservação bem-sucedida de metapopulações ameaçadas (ver Seção 15.5.3). Observe que especialmente a fragmentação da paisagem provocada pelo homem, a qual produz subpopulações cada vez mais isoladas, provavelmente tenha sido responsável pelo maior efeito sobre as populações com taxas de dispersão naturalmente baixas. Dessa forma, os declínios comuns de anfíbios do mundo podem ser devidos, pelo menos em parte, ao seu baixo potencial de dispersão (Blaustein *et al.*, 1994).

FIGURA 22.15 (a) Mapa de 95 fazendas pastoris em New South Wales, Austrália, mostrando dois conjuntos de fazendas necessárias para representar todos os 17 tipos de ecossistema pelo menos uma vez. As estrelas indicam um conjunto mínimo identificado pelo algoritmo de complementaridade que seleciona áreas com ecossistemas únicos e, então, procede em etapas para selecionar a área com o tipo de ecossistema mais raro ainda não-representado. As áreas sombreadas indicam o conjunto necessário se todas as fazendas forem classificadas de acordo com a raridade média dos tipos de ecossistema que contêm. (b) Paisagem do valor para a conservação de cada fazenda produzida a partir da previsão dos níveis de importância (segundo Pressey *et al.*, 1993).

22.4.2 Planejamento de reservas com múltiplos objetivos

Muitas das unidades de conservação marinhas da nova geração são planejadas como reservas de uso múltiplo, acomodando muitos usuários diferentes (ambientalistas, populações tradicionais extrativistas, pescadores comerciais, operadores de turismo, etc.) (Airame *et al.*, 2003). Também está claro que a conservação e o uso sustentável da terra (silvicultura, agricultura) podem freqüentemente andar juntas, desde que o seu

planejamento tenha uma base científica e os objetivos negociados sejam claros (Margules & Pressey, 2000).

Um bom exemplo de planejamento visando múltiplos objetivos é fornecido por Villa e colaboradores (2002), os quais utilizaram uma abordagem sistemática para planejar um dos primeiros planos de zoneamento de reservas marinhas na Itália. Eles envolveram todos os grupos de interesse (pescadores, agentes de turismo, conservacionistas) na definição de prioridades e usaram um SIG (sistema de informações geográficas) para mapear as áreas marinhas para diferentes usos e graus de proteção. A lei italiana reconhece reservas com três níveis de proteção: reservas "integrais" (disponíveis apenas para a pesquisa), reservas "gerais" e reservas "parciais" (menos restritivas). O ponto de partida de Villa e colaboradores foi a aceitação das reservas "parciais" e "gerais", mas a separação das reservas "integrais" em duas categorias: zonas onde a entrada pública e a exploração de recursos são proibidas (onde apenas a pesquisa não-destrutiva é permitida) e zonas onde a exploração continua proibida, mas o acesso ao público é permitido, o que proporciona aos visitantes uma experiência completa na reserva. As atividades permitidas nas quatro categorias são mostradas na Tabela 22.1.

A etapa seguinte foi a produção de mapas de 27 variáveis importantes para um ou vários grupos de interesse. Essas variáveis incluíram a diversidade de peixes, as áreas de procriação de peixes, os locais usados por diferentes estágios bionômicos de espécies-chave (p. ex., lapas, mamíferos e aves marinhos), os sítios arqueológicos, a adequação a vários tipos de pesca (p. ex., artesanal tradicional, comercial), a adequação a várias atividades recreativas (p. ex., o mergulho com *snorkel*, a observação de baleias), a infra-estrutura turística e o grau de poluição. Sessões de planejamento com cada grupo de interesse produziram uma lista de pesos ou valores de importância relativa para as variáveis. Levando-os em consideração, foram produzidos cinco mapas de nível mais alto (usando uma abordagem desenvolvida para a análise econômica e o planejamento urbano conhecida como análise de múltiplos critérios): (i) o valor natural do ambiente marinho (VNM – agregando valores relativos à biodiversidade, à raridade e a hábitats críticos, como áreas de procriação); (ii) o valor natural do ambiente costeiro (VNC – agregando valores relativos às espécies costeiras endêmicas, incluindo aves marinhas, e hábitats adequados para a reintrodução de tartarugas e focas); (iii) o valor de atividade recreativa (VAR – agregando os valores de todas as atividades recreativas); (iv) o valor dos recursos comerciais (VRC – agregando os locais de pesca tradicional e outras áreas adequadas); e (v) o valor de facilidade de acesso (VFA – agregando as rotas de acesso marinho e os portos). Mapas de agregação de VNM, VNC e VAR são mostrados na Figura 22.16a-c.

O estágio final foi a produção de um plano de zoneamento. Os pesquisadores procuraram evitar um zoneamento complexo, que tornaria o manejo e a fiscalização difíceis, e deram atenção especial aos pontos de vista dos vários grupos de interesse, para reduzir ao mínimo os conflitos remanescentes. O plano final (Figura 22.16d) tinha uma zona de entrada e exploração proibidas (refletindo a importância biológica e a distância relativa), quatro zonas de entrada permitida e exploração proibida para proteger valores específicos, como espécies ameaçadas (refletindo o valor biológico, mas com acesso fácil), duas zonas de reserva geral (para proteger assembléias bentônicas sensíveis, como leitos de algas que sofrem pouco com as atividades permitidas; ver Tabela 22.1) e uma zona de reserva parcial como uma zona tampão para as zonas de reserva adjacentes (em uma área onde as práticas tradicionais de pesca são compatíveis com a conservação). A proposta de zoneamento também identificou três canais que permitem um acesso máximo a barcos com um mínimo de perturbação ambiental.

TABELA 22.1 Atividades permitidas ou proibidas pelos quatro níveis de proteção planejados (da esquerda para a direita em ordem decrescente de proteção) para a Reserva Nacional Marinha da Ilha Asinara, Itália (segundo Villa *et al.*, 2002)

Categoria	*Atividade*	*Entrada e exploração proibidas*	*Entrada permitida, exploração proibida*	*Reserva geral*	*Reserva parcial*
Pesquisa	Pesquisa não-destrutiva	Aa	Aa	A	A
Acesso ao mar	Velejar	P	L	A	A
	Navegar com barco a motor	P	P	L	L
	Nadar	P	P	A	A
Permanência	Ancorar	P	P	L	L
	Apoitar	P	L	Aa	A
Recreação	Mergulho	P	L	Aa	A
	Turismo com guias	P	L	Aa	A
	Pesca recreativa	P	P	L	A
Exploração	Artesanal	P	P	L	L
	Esportiva	P	P	P	L
	Subaquática	P	P	P	P
	Pesca comercial	P	P	P	P

A = permitida sem autorização; Aa = permitida com autorização; L = sujeita a limitações específicas; P = proibida.

22.6 Base tripla da sustentabilidade

A principal ênfase até este ponto tem sido o uso da teoria ecológica para auxiliar na resolução dos problemas ambientais e estabelecer estratégias que sejam provavelmente sustentáveis a longo prazo. Contudo, já discutimos uma série de exemplos em que os aspectos ecológicos da sustentabilidade não podem ser separados dos aspectos econômicos (como a limitação de recursos para a conservação) ou sociais (p. ex., relacionados ao risco de doenças ou à importância do envolvimento de diversos grupos de interesse na gestão ambiental, incluindo os povos indígenas). Exemplos semelhantes também foram encontrados nos dois capítulos anteriores que trataram das aplicações ecológicas (p. ex., Seções 7.2.3, 7.5.5.2, 7.5.6, 15.2.1, 15.2.3 e 15.3.9). Nesta seção, tratamos mais explicitamente das linhas econômica e sociopolítica da sustentabilidade ambiental.

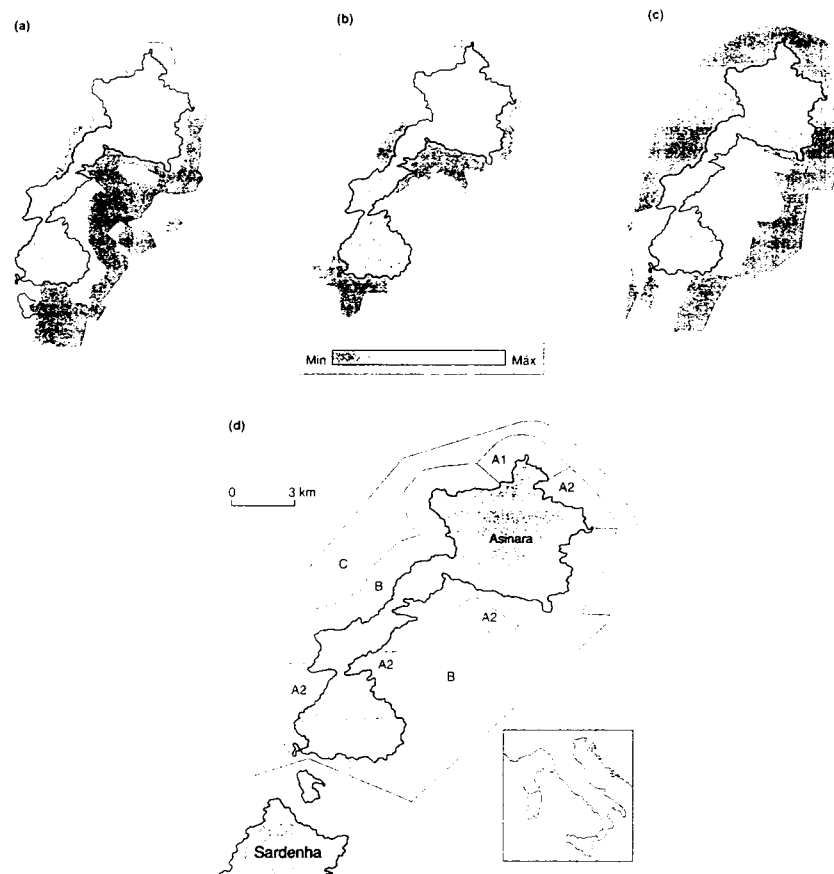



FIGURA 22.16 Mapas do valor natural do (a) ambiente marinho (VNM), (b) ambiente costeiro (VNC) e (c) valor de atividade recreativa (VAR) de áreas ao redor da Ilha Asinara (a superfície terrestre da ilha é mostrada em cinza no centro). Tons mais claros representam valores mais altos. (d) Plano de zoneamento final da Reserva Nacional Marinha da Ilha de Asinara. A1 = entrada e exploração proibidas; A2 = entrada permitida, exploração proibida; B = reserva geral; C = reserva parcial. O detalhe mostra a localização da reserva em relação ao continente (Itália) (segundo Villa *et al.*, 2002).

22.5.1 Perspectiva econômica

A importância da economia na gestão ambiental é óbvia para atividades como o manejo de exploração (ver Seção 15.3), o manejo agrícola (incluindo o controle de pragas; ver Seções 15.2 e 22.2.1) e o uso de recursos escassos no planejamento de atividades de manejo visando à conservação e de manejo de áreas protegidas (ver Seções 7.5 e 22.4). Quando se trata da conservação de espécies, biodiversidade ou ecossistemas, no entanto, é mais difícil de determinar um valor econômico das entidades que se pretende conservar. É necessário determinar um valor econômico por causa dos argumentos econômicos a favor das atividades humanas que tornam a conservação necessária: agricultura, corte de árvores, exploração de populações animais selvagens, exploração de minerais, queima de combustíveis fósseis, irrigação, descarga de esgoto, etc. Enquanto não existem argumentos reais contra a conservação, a causa dos conservacionistas provavelmente será mais eficiente se for organizada em termos de custo-benefício, porque os governos determinam as suas políticas em relação à verba que têm para gastar e às prioridades aceitas por seus eleitores.

Primeiro consideramos como as espécies podem ser valoradas. Existem três componentes principais: (i) o valor direto dos produtos que são explorados; (ii) o valor indireto, em que aspectos da biodiversidade resultam em benefício econômico sem a necessidade de consumo do recurso; e (iii) o valor ético.

Muitas espécies são reconhecidas como possuidoras de um valor direto real como recursos vivos; muitas outras espécies provavelmente têm um valor potencial que ainda não foi descoberto (Miller, 1988). Os animais e as plantas silvestres continua sendo um recurso vital em muitas partes do mundo, e a maior parte do alimento consumido pelo homem provém de plantas que foram originalmente domesticadas a partir de plantas silvestres de regiões tropicais e semi-áridas. No futuro, linhagens silvestres dessas espécies podem ser necessárias como fonte de diversidade genética em tentativas de cruzamento para aumentar a produção, a resistência a pragas, a resistência à seca, etc., e espécies bem diferentes de plantas e animais apropriados para a domesticação podem ser encontradas. Em outro contexto, vimos, na Seção 15.2, os potenciais benefícios que podem ser obtidos com os inimigos naturais se eles puderem ser usados como agentes de controle biológico de espécies-praga. A maioria dos inimigos naturais de grande parte das pragas ainda não foi estudada e freqüentemente não é sequer conhecida. Por fim, cerca de 40% das drogas prescritas e não-prescritas usadas em todo o mundo possuem ingredientes ativos que são extraídos de plantas e animais. A aspirina, provavelmente a droga mais usada no mundo, teve sua origem nas folhas do salgueiro tropical (*Salix alba*). O tatu-galinha (*Dasypus novemcinctus*) tem sido usado no estudo da hanseníase e na preparação de uma vacina contra a doença; o peixe-boi da Flórida (*Trichechus manatus*), um mamífero ameaçado, está nos auxiliando a entender a hemofilia. Esses exemplos não são de forma alguma casos isolados, e uma pesquisa mundial de larga escala está sendo realizada para descobrir espécies com novas aplicações médicas. A esmagadora maioria dos animais e plantas do mundo ainda tem de ser avaliada – o valor potencial de qualquer um deles que seja extinto nunca poderá ser estimado. Ao conservar as espécies, mantemos seu valor de opção – o potencial para fornecer benefícios no futuro.

O valor econômico indireto (sem consumo) é, às vezes, relativamente fácil de ser calculado. Por exemplo, uma grande quantidade de espécies de insetos silvestres é responsável pela polinização de plantas cultivadas pelo homem. O valor desses polinizadores poderia ser definido por meio do cálculo do aumento de produção propiciado pelos insetos ou do custo envolvido na "contratação" de colméias de abelhas para realizar o trabalho de polinização (Primack, 1993). Em um contexto semelhante, o valor monetário da recreação e do ecoturismo, freqüentemente chamado de valor de amenidade, está sendo levado cada vez mais em consideração. Em uma escala menor, uma grande quantidade de filmes, de livros e de programas educativos sobre história natural é "consumida" anualmente sem causar danos à vida selvagem na qual são baseados.

A última categoria é o valor ético. Muitas pessoas acreditam que existem bases éticas para a conservação, argumentando que cada espécie tem um valor intrínseco e que todas teriam um valor igual, mesmo se as pessoas não estivessem aqui para apreciá-las ou explorá-las. Por esta perspectiva, mesmo aquelas espécies sem valor econômico concebível merecem proteção.

Dessas três razões principais para conservar a biodiversidade, as duas primeiras – valor econômico direto e indireto – têm uma base verdadeiramente objetiva. A terceira, a ética, por outro lado, é subjetiva e enfrenta o problema de que uma razão subjetiva inevitavelmente terá menos peso para aqueles não-comprometidos com a causa conservacionista.

É claro que determinar um valor para as espécies nem sempre é uma tarefa fácil. Contudo, a determinação de um valor para os benefícios obtidos pelas pessoas a partir dos ecossistemas naturais como um todo é uma tarefa ainda mais difícil – entre os serviços do ecossistema destacam-se a produção de espécies selvagens como fonte de alimentos, de fibras e de fármacos, a manutenção da qualidade química da água, o tamponamento de comunidades contra enchentes e secas, a resistência do ecossistema à invasão de pragas, a proteção e manutenção do solo, a regulação do clima local e global, a decomposição de resíduos orgânicos e inorgânicos, as oportunidades recreativas, etc. O valor de todos os serviços do ecossistema em nível global foi estimado em 33 trilhões de dólares por ano (Costanza *et al.*, 1997). Esse valor foi atualizado no ano 2000 para 38 trilhões de dólares por ano, uma cifra semelhante à somatória do produto nacional bruto de todas as economias do mundo (Balmford *et al.*, 2002).

Essas estimativas grosseiras são repletas de dificuldades e têm sido criticadas, em parte devido ao pressuposto de que os limitados conhecimentos locais podem ser extrapolados com segurança para produzir uma soma global, como se a demanda e o valor fossem iguais em diferentes partes do mundo. Balmford e colaboradores (2002) argumentam que o valor de reter um hábitat em uma condição relativamente não-perturbada seria melhor determinado pela estimativa da diferença entre os benefícios oriundos da versão relativamente intacta e da versão explorada de um determinado ecossistema. Eles vão além do mero cálculo do benefício privado recebido pelos exploradores ao incorporar os valores em dólares dos diversos benefícios públicos dos serviços do ecossistema. Os resultados de três estudos de caso são apresentados na Figura 22.17. Em cada caso, as estimativas do benefício privado e dos serviços do ecossistema são baseadas em períodos de 30 a 50 anos.

O primeiro estudo de caso trata das florestas tropicais de Camarões e compara a silvicultura de baixo impacto, a conversão em agricultura de pequena escala e a conversão em plantações de seringueiras e palmeiras produtoras de óleo. O valor conjunto de todos os serviços do ecossistema foi maior na silvicultura sustentável; neste caso, os serviços do ecossistema incluíram o controle da sedimentação, a prevenção de enchentes, o seqüestro de carbono pela vegetação (isto é, contribuindo para a redução do dióxido de carbono na atmosfera e, assim, contrabalançando o aquecimento global) e uma gama de valores das espécies (ver Seção 7.5). O valor econômico total (combinando o benefício privado com o valor dos serviços do ecossistema, expresso como o valor líquido atual – VLA) ao longo de 32 anos de silvicultura de baixo impacto foi 18% maior do que na agricultura de pequena escala, e as plantações produziram uma perda líquida quando os benefícios privados e os serviços do ecossistema foram levados em consideração.

A análise de um ecossistema de mangue na Tailândia revelou que os benefícios privados da criação de camarões foram reduzidos a praticamente zero quando a economia levou em consideração a perda de serviços do ecossistema oriundos dos produtos madeireiros e não-madeireiros, do carvão, de estoques pesqueiros litorâneos e da proteção contra temporais associados ao ecossistema natural (Figura 22.17b). O valor total dos mangues intactos excedeu o valor da criação de camarões em 70%.

Por fim, a drenagem de marismas de água doce freqüentemente produz um benefício privado (às vezes, como neste exemplo canadense, em grande parte devido a subsídios fornecidos pelo governo). Contudo, os serviços do ecossistema oriundos de banhados intactos incluem a caça e a captura de animais silvestres e a pesca, e quando os valores monetários desses serviços são levados em consideração, o valor econômico dos banhados intactos excede o valor da terra convertida pelo homem em cerca de 60% (Figura 22.17c).

Essas análises induziram Balmford e colaboradores (2002) a sugerirem que uma expansão de larga escala da rede de áreas protegidas mundiais (com um custo aproximado de 45 bi-

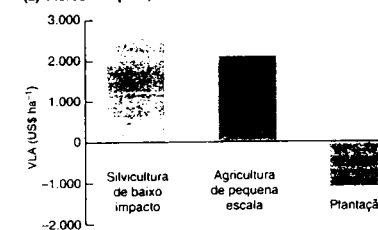
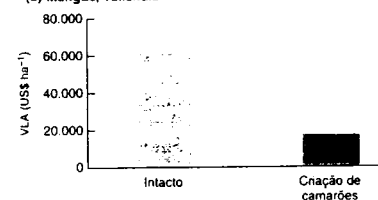
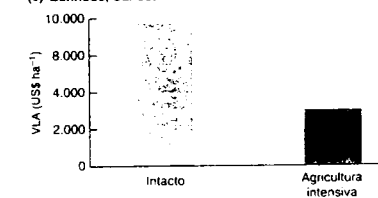



FIGURA 22.17 Valores marginais de retenção ou conversão dos hábitats naturais expressos como o valor líquido atual (VLA; em dólares no ano de 2000). (a) Floresta tropical em Camarões – estimativas de três tipos de uso da terra ao longo de um período de 32 anos, utilizando uma taxa de desconto de 10%. O desconto considera o fato de que, em termos econômicos, cada árvore (ou peixe ou ave) na mão agora vale mais do que uma árvore equivalente em algum momento no futuro (ver Seção 15.3.8). A taxa de desconto utilizada foi aquela adotada pelos pesquisadores originais. (b) Mangue na Tailândia – estimativas para a floresta de mangue intacta e para a conversão em criação de camarão ao longo de um período de 30 anos com uma taxa de desconto de 6%. (c) Banhados no Canadá – estimativas para o banhado intacto e para a conversão das terras em agricultura intensiva ao longo de um período de 50 anos com uma taxa de desconto de 4% (segundo Balmford *et al.*, 2002; com base nos estudos originais de G. Yaron, S. Sathirathai e W. van Vuuren & P. Roy, respectivamente).

lhões de dólares por ano) representaria, na verdade, uma "barganha incrivelmente boa" comparada ao valor estimado dos serviços do ecossistema, cerca de 38 trilhões de dólares por ano.

22.5.2 Perspectivas sociais

Em sua análise da história dos estoques pesqueiros, Pitcher (2001) mostra como os sucessivos avanços tecnológicos têm provocado o declínio inexorável na abundância, na diversidade e na representação de espécies de alto valor nas capturas (Figura 22.18). Ele identificou três estágios que podem ser reconhecidos durante os episódios de depleção: o primeiro estágio é ecológico e compreende a depleção e a extinção locais; o segundo é econômico e resulta em uma retroalimentação (*feedback*) positiva entre o aumento no poder de captura e a depleção, impulsionada pela necessidade de cobrir os custos financeiros; e o terceiro é social, consistindo em uma mudança básica no que cada geração considera uma abundância e uma diversidade aceitáveis (ou primordiais). É possível projetar regimes sustentáveis em qualquer estágio, mas isso não tem ocorrido com freqüência. No estágio atual, a questão que urge por uma resposta é se os gestores ambientais devem simplesmente planejar uma política de manejo sustentável ou se eles devem, na verdade, tentar recuperar o estoque pesqueiro. Pitcher desafia as populações humanas a tentarem uma estratégia "de volta para o futuro", na qual os modelos de ecossistemas do passado (construídos com base no conhecimento ambiental local e tradicional) são sujeitos à comparação econômica com ecossistemas atuais e alternativos. Ele sugere que grandes reservas de exclusão de pesca e a reintrodução de espécies de alto valor econômico se destacarão na restauração de tais ecossistemas históricos.

Os gestores podem beneficiar-se da união da abordagem econômica de Balmford e colaboradores (2002) com a abordagem social de Villa e colaboradores (2002), em que diversos grupos de interesse locais estavam envolvidos no desenvolvimento de uma estratégia de manejo. Pode-se esperar que os povos aborígines desempenhem um papel central no desenvolvimento da sustentabilidade em seus territórios devido ao seu extenso conhecimento acerca de ambas as situações, contemporânea e histórica. Neste capítulo, temos nos referido com freqüência às lições aprendidas com os povos indígenas e à importância de seu envolvimento no manejo dos recursos naturais ("jardinagem" de benzoína em Sumatra, manejo do fogo pelos aborígines australianos, desenvolvimento de indicadores da saúde dos rios pelos Maoris). Os Maoris também têm sido um dos grupos – juntamente com os pescadores comerciais e esportivos, os operadores de turismo e os ambientalistas – a compor os Guardiões dos Estoques Pesqueiros e do Ambiente Marinho de Fiordland (GOFF, *Guardians of Fiordland's Fisheries and Marine Environment*). Ao longo de três anos, eles desenvolveram um plano de zoneamento para a área de Fiordland localizada na costa oeste da South Island da Nova Zelândia (Teirney, 2003). Esse foi um esforço completamente de baixo para cima realizado pela população local (ao invés de direcionado de cima para baixo por agências governamentais e não-governamentais), e os vários grupos trabalharam frente-a-frente desde o princípio. Apesar do desafio de gerenciar tal tarefa (um facilitador experiente foi envolvido), essa abordagem fornece um modelo para minimizar o conflito, estimular o aprendizado recí-

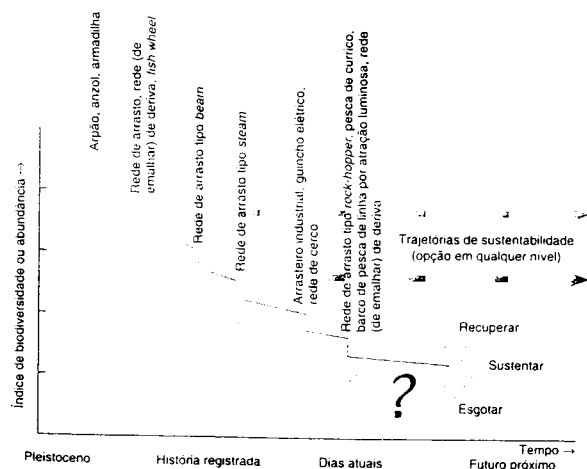



Figura 22.18 Representação da redução na abundância e na diversidade da captura de peixes desde a pré-história. As etapas descendentes representam a depleção em série à medida que novas tecnologias são inventadas. As setas horizontais em cinza representam regimes de manejo sustentável, os quais, em teoria, poderiam ser planejados em qualquer estágio. As opções futuras são indicadas pela seta com três pontas (segundo Pitcher, 2001).

proco e formular objetivos para o uso sustentável do ecossistema, o qual que se tem mostrado difícil de alcançar por mecanismos de cima para baixo. O governo da Nova Zelândia se comprometeu com a implementação do plano GOFF.

22.5.3 Juntando tudo

No passado, a importância dos serviços do ecossistema era percebida apenas após a perda destes. No entanto, à medida que o conhecimento ecológico aumentou e agora que o significado econômico é percebido, a mudança sociopolítica tem sido evidente de várias maneiras. Na Costa Rica, por exemplo, o governo paga aos proprietários de terra desde 1997 pelos serviços do ecossistema, como o seqüestro de carbono, a proteção de áreas de drenagem, a biodiversidade e a beleza cênica (pagamentos de cerca de 50 dólares por ha^{-1}, cujos recursos financeiros provêm principalmente dos impostos sobre os combustíveis fósseis) (Daily *et al.*, 2000). A iniciativa privada também começou a responder. Dessa forma, uma companhia chamada Santuários da Terra Ltda. (Earth Sanctuaries Ltd) foi a primeira companhia de conservação do mundo a se tornar pública quando foi listada na Bolsa de Valores Australiana. Ela comprou e restaurou terras, lucrando com o turismo e a venda de bens de origem silvestre. A companhia fez *lobby* e conseguiu uma alteração na lei contábil australiana que permite incluir suas espécies de animais nativos raros como ativos financeiros (Daily *et al.*, 2002). Tais abordagens, envolvendo mudanças políticas de longo alcance, requerem que os ecossistemas naturais possuam etiquetas contendo o seu preço.

À semelhança de outros problemas urgentes nos quais a aplicação do conhecimento ecológico é importante, o tratamento da futura mudança climática também requer uma abordagem de base tripla que agregue as perspectivas ecológica, econômica e social para o desenvolvimento de um futuro sustentável. As estimativas da emissão futura de gases do efeito estufa, as concentrações esperadas na atmosfera e as mudanças resultantes na temperatura global variam consideravelmente. A Figura 22.19 mostra os padrões previstos de aumento e, em alguns casos, eventuais decréscimos, baseados em um conjunto de cenários relacionados a valores concebíveis de aumento populacional, mudanças potenciais no uso de várias fontes de energia e prováveis avanços tecnológicos.

Um outro exemplo de mudança global prevista refere-se às ameaças significativas impostas aos ecossistemas ao redor do mundo pelo crescente desenvolvimento agrícola. Dado o aumento projetado na população humana, os impactos associados ao aumento da erosão, ao suprimento insustentável de água, a salinização e desertificação, ao excesso de nutrientes vegetais que escoa para os cur-

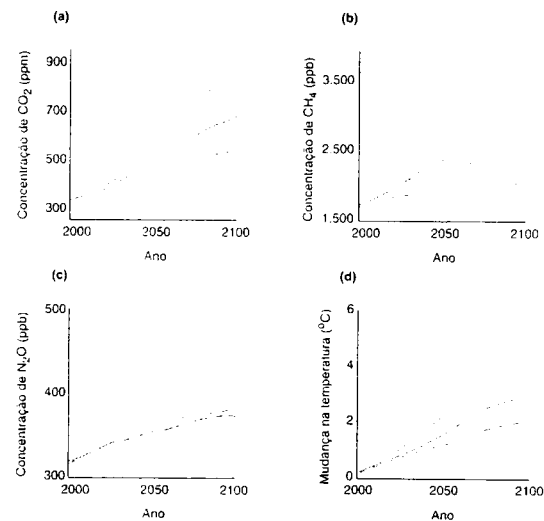



FIGURA 22.19 Mudanças previstas na concentração na atmosfera de (a) dióxido de carbono, (b) metano e (c) óxido nitroso. (d) Mudanças previstas na temperatura em 2100 com base em três cenários. As linhas contínuas mostram os padrões previstos para um mundo futuro com crescimento econômico muito rápido, uma população global que atinge o seu pico no meio do século, o rápido crescimento de tecnologias mais eficientes e uma população que não depende fortemente de nenhuma fonte particular de energia. As linhas pontilhadas mostram os padrões para um cenário semelhante, porém onde a energia utilizada provém principalmente dos combustíveis fósseis (como tem sido até agora). As linhas tracejadas representam um cenário mais otimista e sustentável com um padrão semelhante de crescimento populacional, mas com uma rápida mudança em direção a uma economia de serviço e informação, com reduções no uso de materiais e a introdução de tecnologias limpas e mais eficientes (segundo IPCC, 2001).

sos d'água e às conseqüências indesejáveis dos pesticidas químicos aumentarão durante os próximos 50 anos à medida que mais terras forem convertidas em plantações e pastagens (Figura 22.20). Para controlar os impactos ambientais da expansão agrícola, necessitaremos de avanços científicos e tecnológicos, bem como da implementação de políticas governamentais efetivas. Novamente, a sustentabilidade requer suas três faces – ecologia, economia e sociopolítica.

A gama de problemas enfrentados pela raça humana nos primeiros anos de um novo milênio não tem precedentes, e a maioria desses problemas é – no sentido mais amplo – ecológico. Os filósofos podem ter contemplado o "lugar do homem no mundo" por gerações, mas a questão agora adquiriu um significado novo e muito mais prático. O luxo de perguntar-se "O que tudo isso significa?" está sendo substituído pelo urgente "O que faremos?". As seções finais deste livro chamaram a atenção para o fato de que os ecólogos não podem responder a essa pergunta sozinhos – e ninguém nos deixaria fazê-lo, mesmo que quiséssemos! Mas, da mesma forma, essa pergunta não pode ser respondida sem o envolvimento íntimo daqueles que detêm um entendimento ecológico profundo e científico. Os ecólogos do futuro têm dois desafios igualmente urgentes: avançar nossa ciência e envolvê-la integralmente nas políticas locais, nacionais e globais. Devemos acreditar que tais desafios serão vencidos: duvidar apenas nos paralisaria.

FIGURA 22.20 Aumentos projetados de fertilizantes nitrogenados e fosforados, terras irrigadas, uso de pesticidas e área total de plantações e pastagens nos anos de 2020 (barras alaranjadas) e 2050 (barras cinza) (de Laurance, 2001; dados de Tilman *et al.*, 2001).

Resumo

Neste último capítulo da trilogia sobre aplicações ecológicas (Capítulos 7, 15 e 22), tratamos da aplicação da teoria relativa à sucessão, às teias alimentares, ao funcionamento do ecossistema e à biodiversidade.

Os gestores ambientais precisam estar conscientes de que a composição da comunidade dificilmente será estática. Objetivos de manejo que parecem necessitar de estase – a produção anual de uma cultura agrícola, a restauração de uma combinação particular de espécies, a sobrevivência a longo prazo de uma espécie ameaçada – provavelmente falharão se não considerarem a sucessão.

Cada espécie que preocupa os gestores tem os seus competidores, mutualistas, predadores e parasitos, e o reconhecimento de tais interações complexas é freqüentemente necessário para direcionar as atividades de manejo em vários campos, incluindo as doenças humanas, a conservação, o extrativismo e a biossegurança.

O escoamento de nutrientes das terras agrícolas, juntamente com os esgotos tratado e não-tratado, podem afetar o funcionamento dos ecossistemas aquáticos por meio do processo de eutrofização cultural que aumenta a produtividade, altera as condições abióticas e muda a composição de espécies da comunidade. Uma solução potencial é a "biomanipulação" das teias alimentares dos lagos para reverter alguns dos efeitos adversos do aumento de nutrientes no ambiente. Além disso, o conhecimento do funcionamento dos ecossistemas terrestres pode ajudar a determinar práticas de cultivo ótimas, em que a produtividade da lavoura envolve uma entrada mínima de nutrientes. O estabelecimento dos objetivos de restauração de ecossistemas (e a habilidade de monitorar se tais objetivos foram alcançados) requer o desenvolvimento de ferramentas para medir a "saúde do ecossistema" de ambientes terrestres e aquáticos.

Grande parte da superfície do planeta é usada para, ou adversamente afetada por, habitação humana, indústria, mineração, produção de alimento e exploração de recursos. Por isso, precisamos, com urgência, utilizar nosso conhecimento sobre a distribuição da biodiversidade para planejar redes de reservas terrestres e aquáticas, sejam elas especificamente voltadas à conservação ou destinadas para usos múltiplos, como uma combinação de extrativismo, de turismo e de conservação.

Concluímos enfatizando uma realidade que os ecólogos aplicados não podem ignorar. A aplicação da teoria ecológica nunca ocorre isoladamente. Em primeiro lugar, existem considerações econômicas inevitáveis: como os produtores rurais podem maximizar a produção e simultaneamente minimizar as conseqüências ecológicas adversas de sua atividade? Como a biodiversidade e o funcionamento do ecossistema podem ser avaliados juntamente com os lucros da silvicultura e da mineração? Como maximizar o retorno dos limitados recursos financeiros destinados à conservação? Segundo, quase sempre existem considerações sociopolíticas: que métodos podem ser utilizados para conciliar os interesses dos diferentes grupos envolvidos? O manejo sustentável deveria ser estabelecido por lei ou promovido pela educação? Como as necessidades e perspectivas dos povos indígenas podem ser levados em consideração? Tais questões estão unidas na chamada base tripla da sustentabilidade, com suas perspectivas ecológica, econômica e sociopolítica.

Referências Bibliográficas

Aber, J.D. (1992) Nitrogen cycling and nitrogen saturation in temperate forest ecosystems. *Trends in Ecology and Evolution*, 7, 220–224.

Aber, J.D. & Federer, C.A. (1992) A generalised, lumped-parameter model of photosynthesis, evapotranspiration and net primary production in temperate and boreal forest ecosystems. *Oecologia*, 92, 463–474.

Abrahamson, W.G. (1975) Reproductive strategies in dewberries. *Ecology*, 56, 721–726.

Abrams, P. (1976) Limiting similarity and the form of the competition coefficient. *Theoretical Population Biology*, 8, 356–375.

Abrams, P. (1983) The theory of limiting similarity. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 14, 359–376.

Abrams, P.A. (1990) Ecological vs evolutionary consequences of competition. *Oikos*, 57, 147–151.

Abrams, P. (1997) Anomalous predictions of ratio-dependent models of predation. *Oikos*, 80, 163–171.

Abramsky, Z. & Rosenzweig, M.L. (1983) Tilman's predicted productivity–diversity relationship shown by desert rodents. *Nature*, 309, 150–151.

Abramsky, Z. & Sellah, C. (1982) Competition and the role of habitat selection in *Gerbillus allenbyi* and *Meriones tristami*: a removal experiment. *Ecology*, 63, 1242–1247.

Adams, E.S. (2001) Approaches to the study of territory size and shape. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 32, 277–303.

Agrawal, A.A. (1998) Induced responses to herbivory and increased plant performance. *Science*, 279, 1201–1202.

Airame, S., Dugan, J.E., Lafferty, K.D., Leslie, H., McArdle, DA. & Warner, R.R. (2003) Applying ecological criteria to marine reserve design: a case study from the California Channel Islands. *Ecological Applications*, 13 (Suppl.), S170–S184.

Akçakaya, H.R. (1992) Population viability analysis and risk assessment. In: *Proceedings of Wildlife 2001: Populations* (D.R. McCullough, ed.), pp. 148–158. Elsevier, Amsterdam.

Albertson, F.W. (1937) Ecology of mixed prairie in west central Kansas. *Ecological Monographs*, 7, 481–547.

Albon, S.D., Stien, A., Irvine, R.J., Langvatn, R., Ropstad, E. & Halvorsen, O. (2002) The role of parasites in the dynamics of a reindeer population. *Proceedings of the Royal Society of London, Series B*, 269, 1625–1632.

Albrechr, M. & Gotelli, N.J. (2001) Sparial and temporal niche partitioning in grassland ants. *Oecologia*, 126, 134–141.

Alexander, R. McN. (1991) Optimization of gut structure and diet for higher vertebrate herbivores. In: *The Evolutionary Interaction of Animals and Plants* (J.L. Harper & J.H. Lawton, eds), pp. 73–79. The Royal Society, London; also in *Philosophical Transactions of the Royal Society of London, Series B*, 333, 249–255.

Allen, K.R. (1972) Further notes on the assessment of Antarctic fin whale stocks. *Report of the International Whaling Commission*, 22, 43–53.

Allison, M.J. (1984) Microbiology of the rumen and small and large intestines. In: *Dukes' Physiology of Domestic* Animals, 10th edn (M.J. Swenson, ed.), pp. 340–350. Cornell University Press, Ithaca, NY.

Alonso, A., Dallmeier, F., Granek, E. & Raven, P. (2001) *Connecting with the Tapestry of Life*. Smithsonian Institution / Monitoring and Assessment of Biodiversiry Program and President's Committee of Advisors on Science and Technology, Washington, DC.

Alphey, T.W. (1970) Studies on the distribution and site location of *Nippostrongylus brasiliensis* within the small intestine of laboratory rats. *Parasitology*, 61, 449–460.

Amarasekare, P. & Possingham, H. (2001) Patch dynamics and metapopulation theory: the case of successional species. *Journal of Theoretical Biology*, 209, 333–344.

Anderson, J.M. (1978) Inter- and intrahabitat relationships between woodland Cryptostigmata species diversity and diversity of soil and litter micro-habitats. *Oecologia*, 32, 341–348.

Anderson, J.M. (1987) Forest soils as short, dry rivers: effects of invertebrates on transport processes. *Verhandlungen der Gesellschaft fur Okologie*, 17, 33–45.

Anderson, R.M. (1981) Population ecology of infectious disease agents. In: *Theoretical Ecology: principles and applications*, 2nd edn (R.M. May, ed.), pp. 3 18–355. Blackwell Scientific Publications, Oxford.

Anderson, R.M. (1982) Epidemiology. In: *Modern Parasitology* (F.E.G. Cox, ed.), pp. 205–251. Blackwell Scientific Publications, Oxford.